Thesis Zurich 1929

UNTERSUCHUNGEN ZUR ANATOMIE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DES BRUSTSCHULTERAPPARATES DER URODELEN

LANE MEDICAL LIBRARY
300 PASTEUR DRIVE
PALO ALTO, CALIF. 94304

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II

DER

UNIVERSITÄT ZÜRICH

VON

ERNST ENGLER
AUS GRABS (KT. ST. GALLEN)

BEGUTACHTET VON HERRN

PROF. DR. K. HESCHELER

STOCKHOLM
ALB. BONNIERS BOKTRYCKERI
1929

UNTERSUCHUNGEN ZUR ANATOMIE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DES BRUSTSCHULTERAPPARATES DER URODELEN

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II

DER

UNIVERSITÄT ZÜRICH

VON

ERNST ENGLER

AUS GRABS (KT. ST. GALLEN)

BEGUTACHTET VON HERRN

PROF. DR. K. HESCHELER

STOCKHOLM

ALB. BONNIERS BOKTRYCKERI

1929

Sonderabdruck aus Acta Zoologica. Bd. X. 1929.

Meinen lieben Eltern.

Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/untersuchungenzu0000erns_k3z0

UNTERSUCHUNGEN ZUR ANATOMIE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DES BRUSTSCHULTERAPPARATES DER URODELEN

VON

ERNST ENGLER.

(Aus dem Zoologisch-vergleichend anatomischen Institut der Universität Zürich.)

INHALTSVERZEICHNIS:

1. Vorbemerkungen 144
2. Einleitung 144

I. ANATOMISCHER TEIL.

1. Die Anatomie des Urodelen-Schultergürtels 147
2. Das metazonale Skelettelement der Urodelen 157
3. Die gegenseitigen Verbindungen der Teile des Brustschulterapparates 161
4. Der Amphibien-Schultergürtel als phylogenetische Einheit 163
   A. Betrachtung der drei Entwicklungsmomente in der Urodelen-Schultergürtelreihe . 167
      a. Die strukturellen Verhältnisse 167
      b. Stellung und Verbindung der Schultergürtelhälften 170
   B. Betrachtung der drei Entwicklungsmomente in der Anuren-Schultergürtelreihe . . 171
5. Die phylogenetische Entwicklung und die Bedeutung des Sternums bei den Amphibien 180
   A. Das Urodelensternum 181
   B. Die prä- und metazonalen Elemente der Anuren 182
6. Zusammenfassung des anatomischen Teils 183
7. Die Aglossa als Übergangsformen von den Urodelen zu den Anuren 185

II. ENTWICKLUNGSGESCHICHTLICHER TEIL.

1. Material und Technik 188
2. Die Altersbestimmung der Larven 193
3. Die Entwicklung des Schultergürtels von Salamandra atra Laur. 197
4. Die Entwicklung des metazonalen Skelettelements bei den Urodelen im allgemeinen . 202
   A. Die Entwicklung des Sternums von Salamandra atra Laur. 204
   B. Die Entwicklung des Sternums von Molge alpestris Laur. 213
   C. Die Entwicklung des Sternums von Salamandra maculosa Laur. 216
5. Zusammenfassung des ontogenetischen Teils 222
6. Vergleich der Ontogenie der metazonalen Skelettelemente bei den Urodelen und den Anuren 223
Literaturverzeichnis 225

1. VORBEMERKUNGEN.

Diese Untersuchung will einen Beitrag zur Lösung der Frage nach der Herkunft des Sternums bei den Urodelen liefern und damit die Herkunft des entsprechenden Skelettelements bei den Wirbeltieren überhaupt aufklären helfen, da es bei der genannten Amphibiengruppe zum ersten Male als selbständiger Skeletteil auftritt. Bei der Durchsicht der Literatur konnte ich mich des Eindrucks nicht erwehren, dass der Urodelen-Schultergürtel gegenüber dem der Anuren sehr vernachlässigt wurde. Jedenfalls ist aus der Literatur seine grosse entwicklungsgeschichtliche Bedeutung nicht zu ersehen. Ich habe infolgedessen versucht, einmal den Amphibien-Schultergürtel ausgehend von dem Urodelen-Schultergürtel als Zentrum zu betrachten. Diese beiden Aufgaben ergeben die Einteilung der Arbeit ohne weiteres:

Der anatomische Teil will mit der Anatomie des Urodelen-Schultergürtels und seinen Formschwankungen bekannt machen und zweitens die Stellung des entsprechenden Skelettelements der Anuren zu dem der Urodelen aufklären. Dabei will ich zeigen, dass die kleinen morphologischen Unterschiede im Bau des Urodelen-Schultergürtels nichts anderes sind als Anfänge zu den grossen Variationen im Bauplan der Anuren, so dass wir diesbezüglich eine schöne Entwicklungsreihe innerhalb der Amphibien-Schultergürtel aufstellen können.

Der zweite Teil umfasst die Resultate einer ontogenetischen Untersuchung über das Sternum der Salamandrinen. Der Vollständigkeit wegen wurde die ontogenetische Entwicklung des Salamandrinen-Schultergürtels in kurzen Zügen dargestellt, da das metazonale Skelettelement in enger Beziehung zum Zonoskelett steht.

Die Anregung zur vorliegenden Arbeit verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. KARL HESCHELER, dem ich für die stete Hilfsbereitschaft und Förderung dieser Arbeit meinen herzlichsten Dank ausspreche. Zu grossem Dank bin ich auch Fräulein Prof. Dr. MARIE DAIBER verpflichtet, die mir zu jeder Zeit mit Rat und Tat beistand. Leider kann ich ihrer nur noch als einer Toten gedenken.

Die Herren J. LAAGER, Sekundarlehrer in Grabs (Kt. St. Gallen) und CH. STAUFFACHER, Sekundarlehrer in Matt (Kt. Glarus) unterstützten mich tatkräftig im Sammeln des zu dieser Arbeit notwendigen Materials. Ich danke ihnen an dieser Stelle bestens.

2. EINLEITUNG.

Verfolgen wir die Landwirbeltiere in ihrer Stammesgeschichte bis zu ihrem Ursprung zurück, so gelangen wir zum Schluss, dass sie aus wasser-

bewohnenden Wirbeltieren hervorgegangen sein müssen. In einer Tierklasse muss also notwendig der Übergang vom Wasser- zum Landleben festzustellen sein. Diese muss wenigstens während der Entwicklung in ihrem Bau ähnliche Eigenschaften aufweisen, wie sie ihre Vorfahren zeitlebens besassen. Ein Einblick in den Organisationsplan der Wirbeltiere lehrt uns, dass die Klasse der Amphibien die Übergangsformen vom Wasser- zum Landleben enthält.

Es fällt nicht schwer, eine Menge Anhaltspunkte zu finden, die uns den Beweis restlos erbringen. Als erstes Merkmal darf die Beschaffenheit der Atmungsorgane geltend gemacht werden. Wir finden in der Urodelengruppe Tiere, die zeitlebens Kiemen besitzen. Diese sind unter dem Namen Perennibranchiaten zusammengefasst worden. Der grösste Teil der Urodelen und die Anuren entbehren im ausgewachsenen Zustand der Kiemen, während sie im Larvenstadium uneingeschränkt vorhanden sind. Daraus geht hervor, dass einige Formen der Amphibien noch lebenslänglich eine aquatile Lebensweise führen. Die andern passen sich wenigstens während ihrer Entwicklung dem Wasserleben an. Diese machen eine Metamorphose durch.

Eine weitere Anpassung an das Wasserleben ist in dem grossen Ruderschwanz zu suchen, der sich entweder teilweise (bei den Urodelen) oder ganz (bei den Anuren) rückbildet.

Es kann hier nicht der Ort sein, alle Merkmale aufzuführen, die für die Abstammung von dauernd im Wasser lebenden Formen zeugen. Auf einen Punkt im innern Organisationsplan muss noch genauer eingegangen werden.

Bei allen Tieren ist die Existenzmöglichkeit an die Nahrungsbeschaffung gebunden. Je besser das Individuum für den Fang der Nahrung eingerichtet ist, um so besser wird es sich im Kampf ums Dasein behaupten können. Für die Fische kommen in dieser Hinsicht als wichtige Organe die Flossen in Betracht. Mit dem Übergang vom Wasser aufs Land ging eine grosse Veränderung der Extremitäten vor sich. Aus dem Ichthyopterygium bildete sich die pentadaktyle Extremität, das Chiropterygium. Die beiden Haupttheorien über die Entstehung der Extremitäten und deren Umwandlung: die Archipterygium- und die Lateralfaltentheorie dürfen als bekannt vorausgesetzt werden. Mit der Frage nach der Umwandlung des Ichthyopterygiums in das Chiropterygium ist die nach der phylogenetischen Entstehung des Schultergürtels aufs engste verknüpft. Über diesen Punkt vermag weder die eine, noch die andere Theorie Befriedigendes zu bieten. Trotz den fortwährenden Versuchen, dieses brennende Problem einer nur wahrscheinlichen Lösung entgegen zu führen, sind wir heute nicht weiter, als dass wir sagen können: Die in vielen Punkten übereinstimmende Lebensweise der frühesten Entwicklungsphasen der Amphibien mit den Fischen hilft uns über die Schwierigkeit eines Vergleichs zwischen dem Amphibien- und Fischschultergürtel nicht hinweg.

Wir sehen uns also gezwungen, innerhalb der Amphibien-Schultergürtel-

reihe nach Merkmalen zu suchen, die uns den Übergang vom Wasser- zum Landleben vor Augen führen. Spurlos kann diese Milieuveränderung an diesem für die Bewegung so wichtigen Teil nicht vorübergegangen sein. Tatsächlich liefert uns die Struktur des Brustschulterapparates der Amphibien ein schönes Dokument für die allmähliche Anpassung an das Landleben. Die Tiere, die im Wasser leben, bedürfen infolge der grossen Dichte des Wassers im Verhältnis zur Luft keiner so starken Stütze ihres Körpers. Sie sind allseitig von Wasser umgeben und werden gleichsam von diesem getragen. Wenn noch hydrostatische Apparate hinzukommen, wird ihr spezifisches Gewicht noch geringer, so dass sie lediglich für die Fortbewegung im Wasser bestimmter Stützen bedürfen. Wir finden denn auch bei den Wirbeltieren des Wassers eine grosse Verbreitung des Knorpelskeletts.

Auf dem Lande, wo die Vorteile, die die Tiere im Wasser geniessen, wegfallen, muss ein höherer Grad der Stabilität erreicht werden. Die Landwirbeltiere müssen in jedem Moment ihr Eigengewicht selbst tragen. Kommt erst noch die Ortsbewegung dazu, so müsste das Knorpelskelett eine ungeheure Mächtigkeit annehmen, bis es die ihm notwendige Stützfähigkeit besitzen würde. Mit der Vergrösserung der Knorpelmasse müsste notwendigerweise eine Bewegungshemmung Schritt halten. Diese Wirkung wäre eine Erschwerung im Kampfe ums Dasein, was nicht im Sinne der Entwicklung der Tiere liegt.

Die Tiere bedürfen beim Übergang vom Wasser aufs Land einer festern Stützsubstanz, um sich das letztere dienstbar zu machen. Neben der grössern Stabilität durfte aber die Bewegungsfreiheit nicht eingeschränkt werden. Diese Eigenschaften benötigen ein Baumaterial, das bei kleiner Ausdehnung eine grosse Elastizität und Tragkraft besitzt. Ein solches Material finden wir in der Knochensubstanz. Hesse (1910) schreibt in seinem „Tierbau und Tierleben" (Band 1), dass der Knochen den Knorpel an Festigkeit und Elastizität übertreffe. Seine Druckfestigkeit ist der des Schmiedeeisens ähnlich. Sie übertrifft die des Knorpels um das Sechs- bis Siebenfache, seine Elastizität ist die Dreifache des Messings. Die Knochensubstanz bildet also ein Material von ungemeiner Tragkraft. In Knochenskeletten wird daher mit viel weniger Material eine höhere Festigkeit erreicht als bei Verwendung von Knorpel. „Erst das Material des Knochens ermöglicht das Leben grösserer Tiere" (Rauber).

Das Verschwinden des Knorpel- und die Ausdehnung des Knochenskeletts sind also ein untrügliches Zeichen für die Anpassung an das Landleben. Nach diesem Gesichtspunkt kann eine lückenlose Entwicklungsreihe innerhalb der Amphibien aufgestellt werden. Bei Urodelen herrscht das Knorpelskelett vor, während im Zonoskelett der Anuren die Knochensubstanz dominiert. Mit der Tendenz zur vollständigen Verknöcherung des Brustschulterapparates, wie sie uns im Schultergürtel der Engystomiden und der

Dendrobatiden entgegentritt, scheint eine Reduktion des einen oder andern Gürtelteils Schritt zu halten. Nach den obigen Ausführungen ist das ohne weiteres begreiflich.

I. ANATOMISCHER TEIL.

1. DIE ANATOMIE DES URODELEN-SCHULTERGÜRTELS.

Durchgehen wir die Schultergürtelreihe der Urodelen, so drängt sich uns als erste und wichtigste Charakteristik die Einheitlichkeit in Form und Struktur des Zonoskeletts dieser Amphibiengruppe auf. Die Formschwankungen sind so gering, dass für einen aufmerksamen Beobachter Verwechslungen zwischen den Schultergürteln der Urodelen und denen der andern Amphibiengruppen ausgeschlossen sind. Es bereitet uns deshalb keine Schwierigkeit, einen allgemeinen Stiltypus herauszufinden. Der Grundplan, der dem Urodelen-Schultergürtel zugrunde liegt, lässt sich, wie Textfig. 1 zeigt, sehr einfach darstellen. Die kleinen Abweichungen von diesem Typus beziehen sich hauptsächlich auf die gegenseitigen Lagerungsverhältnisse der Schultergürtelteile.

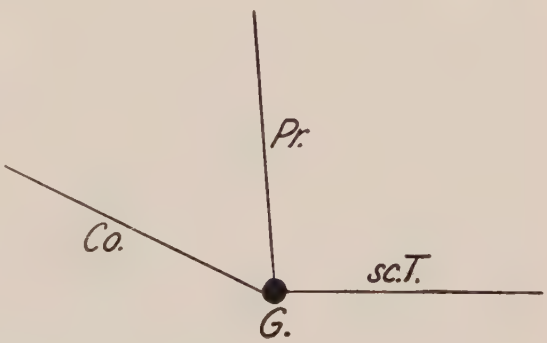


Fig. 1. Schematischer Bauplan des Urodelenschultergürtels. *Co.*, Coracoid; *Pr.*, Procoracoid; *sc. T.*, scapularer Teil; *G.*, Gelenkhöhle.

Diese Variationen im Bau des Urodelen-Schultergürtels lassen es doch als ratsam erscheinen, einen bestimmten Vertreter ins Betrachtungszentrum zu stellen. Als solchen wähle ich *Salamandra atra* Laur. Verschiedene Gründe rechtfertigen dieses Vorgehen:

1. Ein Teil der niedern Urodelen steht unter dem Zeichen der Neotenie. Diese können den Salamandrinen nicht zur Seite gestellt werden, da sie in einem dauernden Larvenzustand verharren.
2. Um ein geschlossenes Bild vom Urodelen-Schultergürtel geben zu können, müssen alle zur Besprechung nötigen Teile vorhanden sein, was für *Salamandra* zutrifft. Dann ist es auch möglich, alle Ansichten der Autoren an diesem Objekt zu besprechen.

Es kann sich an dieser Stelle nicht um eine eingehende Beschreibung des *Salamandra-atra*-Schultergürtels handeln, da er mit dem von *Salamandra maculosa* Laur. übereinstimmt und dieser in den meisten Lehrbüchern beschrieben ist. Eine detaillierte Darstellung der anatomischen Verhältnisse gibt

Parker (1868). Ich verweise auf jene Arbeit und beschränke mich hier auf einen kurzen Überblick. Auf einige Punkte muss immerhin genauer eingegangen werden als dies in der Literatur der Fall ist.

Der Schultergürtel von *Salamandra atra* Laur. (Fig. 2) erweckt den Eindruck einer massiven Knorpelplatte mit drei Fortsätzen, die sich in einer Knochenmasse um die Pars glenoidalis vereinigen. Diese drei Fortsätze verteilen sich folgendermassen auf die dorsale und ventrale Körperregion:

1. Ein dorsaler Fortsatz. Dieser zerfällt in:
   a) die Scapula
   b) die Suprascapula
   } scapularer Teil.
2. Zwei ventrale Fortsätze. Diese bestehen aus:
   a) dem Coracoid
   b) dem Procoracoid
   } coracoidaler Teil.

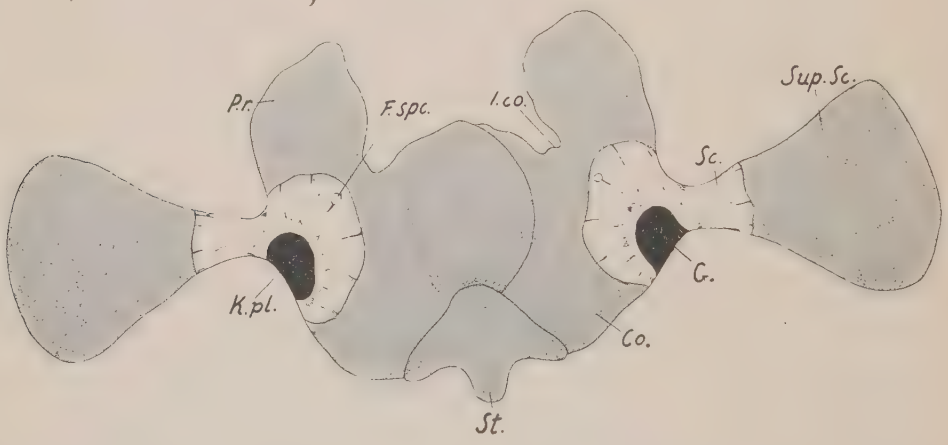


Fig. 2. Ventraler Schultergürtelteil von *Salamandra atra* Laur. (Ventralseite). Nach einem Originalpräparat. *Co.*, Coracoid; *F. spc.*, Foramen supracoracoideum; *I. co.*, Incisura coracoidea; *K. pl.*, Knochenplatte; *Pr.*, Procoracoid; *St.*, Sternum; *G.*, Gelenkhöhle; *Sc.*, Scapula; *Sup. Sc.*, Suprascapula.

Der scapulare Teil bildet eine fächerförmige Lamelle, die im ventralen Teil verknöchert ist und an den coracoidalen Teil grenzt. Dieser verknöcherte Teil wird Scapula genannt. Am wellenförmig gebogenen, dorsalen Rand geht der Knochen in die grosse, knorpelige Suprascapula über. Gegen den spinalen Rand der Suprascapula, der mit der Wirbelsäule durch einen Bandapparat verbunden ist, läuft die Knorpelplatte papierdünn aus.

Der coracoidale Teil besitzt eine mächtige Ausdehnung. Das Procoracoid bildet einen cranialen, wenig medialwärts gerichteten, lappenartigen Fortsatz, der mit dem Coracoid und der Scapula in Verbindung steht. Die Form dieses Skelettelements ist Schwankungen unterworfen, weicht aber im allgemeinen von einem vorn sich wenig verbreiternden Rechteck wenig ab. Aus den morphologischen Verhältnissen zu schliessen, ist das Procoracoid

rein coracoidaler Herkunft. Seine Selbständigkeit hängt von der grössern oder kleinern Berührungsfläche gegen das Coracoid hin ab. GEGENBAUR (1865) hat es aus diesem Grunde als Derivat des Coracoids bezeichnet. Indessen hat PARKER (1868) nachgewiesen, dass nicht nur der breite vorspringende Knorpelstreifen dem Procoracoid angehört, sondern noch ein Teil des lateralen an der scapulo-coracoidalen Grenze sich befindenden Knochens. Die Abgrenzung gegen das Coracoid hin zieht von der Cavitas glenoidalis über das Foramen in der einheitlichen Knochenmasse im ventralen Schultergürtelteil nach der Incisura coracoidea, die zwischen dem medialen Rand des Procoracoids und dem cranialen des Coracoids liegt. Somit muss dem Procoracoid ein Anteil an der Bildung der Pars glenoidalis zugesprochen werden. Es zerfällt also in einen knöchernen basalen und einen knorpeligen cranialen Teil. Die knöcherne Basis tritt im ausgewachsenen Zustand in eine Einheit mit der coracoidalen und scapularen Knochenplatte. Ausser dieser Knochenverbindung steht es mit dem Coracoid noch in einer breiten Knorpelverbindung. Durch das Foramen in der Knochenplatte tritt der Nervus supracoracoideus, und deshalb ist es mit dem Foramen supracoracoideum anderer Wirbeltiere zu vergleichen.

Die Inzisur zwischen Procoracoid und Coracoid ist von FÜRBRINGER (1874) Incisura coracoidea genannt worden. Die Membran, von der sie überspannt wird, nannte GEGENBAUR (1865) Membrana obturatoria. Die Incisura coracoidea ist bei *Salamandra atra* nicht tief, die Begrenzungslinien nähern sich im procoraco-coracoidalen Winkel auf nahezu 90 Grad. Vom Procoracoidknorpel findet sich ein allmählicher struktureller Übergang in die Membrana obturatoria, so dass der Knorpel am medialen Rand papierdünn ausläuft. Als allgemeine Charakteristik des ventralen Schultergürtelteils muss festgestellt werden, dass die Knochen- und Knorpelmassen am lateralen Rand ihre grösste Mächtigkeit erreichen. Medial laufen sie in dünne Knorpellamellen aus.

Das Coracoid bildet ein mächtiges Knorpeloval, das mit dem Procoracoid durch eine Knorpel- und Knochenverbindung, mit der Scapula nur durch die einheitliche Knochenmasse in Berührung tritt. Der knöcherne Anteil des Coracoids ist verschwindend klein gegenüber der mächtigen Knorpelausdehnung. Diese bewirkt eine gegenseitige Überschiebung der Knorpelovale der beiderseitigen Coracoide auf grosser Fläche. Dieser Zustand wird als arcifer bezeichnet und hat zur Benennung der Gruppe der Arcifera unter den Anura geführt. Diese Eigenschaft prägt sich mit wenigen Ausnahmen in der ganzen Gruppe der Urodelen aus. Bei *Proteus* und *Amphiuma* erreichen die Coracoide einander in der Medianen nicht.

Die Deutung des ganzen caudo-ventralen Schultergürtelastes als Coracoid ist nicht von allen Autoren anerkannt worden. So bezeichnet GOETTE (1877) nur den knöchernen Teil um die Pars glenoidalis herum als Coracoid,

während er den weitaus grössern Knorpelteil als Epicoracoid aufführt. Parker (1868) gibt die Abgrenzung von Coracoid und Epicoracoid nicht genau an, beschreibt aber auch den medialen Rand des Coracoidknorpels als Epicoracoid.

Es drängt sich uns infolgedessen die Frage nach dem epicoracoidalen Anteil der coracoidalen Knorpelplatte auf, um so mehr da diese Frage von den übrigen Autoren (Gegenbaur, 1865, Fürbringer, 1874, Wiedersheim, 1892), die den caudo-ventralen Ast als Coracoid bezeichnen, gar nicht berührt wurde. Goette ist durch die Struktur dieses ventralen Schultergürtelastes zu dieser Deutung gelangt. Er hat die Verhältnisse des Anuren-Schultergürtels schlechthin auf den Urodelen-Brustschulterapparat übertragen. Wenn wir also die Ansicht Goettes voll und ganz verstehen wollen, müssen wir die Definition des Anurenepicoracoids kennen. Sie ist von Braus (1919) erstmals in Worte gefasst worden und lautet: „Das Epicoracoid ist seiner embryonalen Lage nach ein Stück des primären, knorpeligen Schultergürtels. Verknöchert das Coracoid, so heisst das Knorpelstück, welches nach der Medianlinie des Bauches zu unverknöchert übrig bleibt, Epicoracoid." Wie schwierig es ist, diese Definition auf die Verhältnisse des Urodelen-Coracoids zu übertragen, zeigen folgende Überlegungen:

Nur den knöchernen Teil als Coracoid und den medianen Knorpel als Epicoracoid zu bezeichnen, widerspricht den anatomischen Verhältnissen des Schultergürtels der meisten niedern Urodelenformen. *Proteus anguineus* Laur. (Fig. 15), *Megalobatrachus maximus* Schl. (Fig. 16) usw. würden dann kein Coracoid, wohl aber ein Epicoracoid besitzen. Es ist aber nirgends bekannt, dass ein Epicoracoid vorhanden sein kann, während ein Coracoid fehlt, wohl aber umgekehrt. Das Coracoid ist das phylogenetisch ältere Skelettstück, das beweist uns seine Konstanz im Auftreten.

Ein weiterer Punkt zur Beurteilung des Knochens in der Glenoidalregion als Coracoid und des medianen Knorpels als Epicoracoid liegt in den Beziehungen, die der ganze ventro-caudale Ast zum Procoracoid einnimmt. Wie schon bemerkt, ist die Verbindung des Procoracoids mit dem hintern Ast des ventralen Schultergürtelteils teils knorpelig, teils knöchern. Das Procoracoid wäre also an seiner Basis mit dem Epicoracoid verbunden. Eine solche Verbindung spottet aber aller Eigenschaften eines Epicoracoids, wie wir sie vom entsprechenden Teil der Anuren her kennen. Bei diesen ist es eine gemeinsame, distale Bildung des Coracoids und des Procoracoids (Jordan, 1888, Lignitz, 1897, Braus, 1909, 1919).

Der dritte Einwand betrifft die strukturellen Verhältnisse. Braus (1909, 1919) weist in seinen Arbeiten auf die Wertlosigkeit der Struktur als Bestimmungsmittel irgendeines Skelettstückes hin. Vergleichen wir beispielsweise die verschiedene Ausdehnung des primären Knochenskelettes eines Urodelen- (Fig. 2) mit dem *Pipa*- (Fig. 20) und dem *Dendrobates*-Schultergürtel

(Fig. 29), so sehen wir auf den ersten Blick die gewaltigen strukturellen Verschiedenheiten, die uns die Bewertung der Struktur im Sinne Braus' verständlich erscheinen lassen. Dass die Amphibien im Stamm der Vertebraten die Übergangsgruppe vom Wasser aufs Land darstellen, ist in der Einleitung hervorgehoben worden, und ebenso der Einfluss des neuen Lebensraumes auf das Skelett. Durch den Vergleich der drei obigen Schultergürtel sind wir gezwungen, an die Existenz von Tieren ohne jegliche Knochensubstanz in ihrem Skelett zu glauben. Danach scheint es uns selbstverständlich, dass das Coracoid der niedersten Urodelen ganz, das der höhern zum grössten Teil knorpelig ist.

Diese Ausführungen sprechen ganz gegen ein Epicoracoid im Sinne Goettes und zeigen ebenso klar die Schwierigkeit, die Definition des Anuren-Epicoracoids auf das der Urodelen zu übertragen. Wir müssen dem Coracoid im Sinne Goettes ausser der Knochenzone sicher einen bestimmten Teil des medial davon gelegenen Knorpels zusprechen.

Die Frage nach der jetzigen Abgrenzung von Coracoid und Epicoracoid bleibt offen. Die Lösung dieses Problems ist schwierig, da der Knorpel überall dieselbe strukturelle Zusammensetzung aufweist. Als Kriterium könnte man vielleicht das Ausmass der Übereinanderlagerung der Knorpelplatten angeben. Damit hätten wir aber nichts erreicht, da die Arciferie bei den Urodelen grossen Schwankungen unterworfen ist. Ein Epicoracoid fehlt also den Urodelen (Gegenbaur, 1865). Die einzelnen Fälle (*Cryptobranchus alleghaniensis* Daud. und *Siren lacertina* L.), in denen ein den Anuren homologes Epicoracoid vorkommt, müssen als Ausnahmen taxiert werden. Sie beweisen uns, dass dieses Skelettelement bei den Anuren erstmals konstant auftritt und zugleich, dass es eine phylogenetisch junge Bildung ist.

Mit der Deutung des ganzen medio-caudalen Astes als Coracoid prägt sich ein Unterschied zwischen der Arciferie der Anuren und der Urodelen aus. Dieser bezieht sich nicht auf die Tatsache des Vorkommens eines solchen, sondern auf die Skelettstücke, die diesen Zustand hervorrufen. Bei Anuren überschieben sich die Epicoracoide in der Medianlinie, und zwar liegt die maximale Überschiebung in der Mitte der caudo-cranialen Ausdehnung der ventralen Schultergürtelhälfte, bei den Urodelen die Coracoide. Die Anuren besitzen infolgedessen eine epicoracoidale, die Urodelen eine coracoidale Arciferie, oder wir können von einer Anuren- und Urodelen-Arciferie sprechen. Diese beiden Arten der Arciferie werden durch Zwischenformen verbunden. Die Epicoracoide von *Xenopus* kreuzen sich nach de Villiers (1922) in ihrem caudalsten Teil, während sie im cranialen Teil nebeneinander gelagert sind (Fig. 21).

Es scheint, dass die epicoracoidale Arciferie der Anuren besser bekannt ist als die coracoidale der Urodelen. Die Konstanz der als normal bezeichneten Lagerungsverhältnisse: das rechte Epicoracoid überlagert das linke

ventralwärts, ist bei Anuren schon längst als nicht unumstössliche Wahrheit erkannt worden. Ganz entschieden ist aber auf diese Nebenbeobachtung FÜRBRINGERS (1874) zu wenig Gewicht gelegt worden. Es gibt neuere Autoren, die noch von einer Konstanz der Arciferienverhältnisse sprechen. Indessen hat BRAUS (1919) das gegenseitige Lagerungsverhältnis der Epicoracoide bei *Bombinator pachypus* Fitz. genau untersucht. Er fand in sieben Fällen fünfmal das normale und zweimal das umgekehrte Epicoracoidenverhältnis. Derartiges scheint bisher bei Urodelen nicht bemerkt worden zu sein.

Ich untersuchte dreissig Tiere der Urodelen auf das gegenseitige Lagerungsverhältnis der Coracoide. Die folgende Tabelle gibt uns die gewonnenen Resultate wieder:

Spezies	Rechtes Co. ventral	Linkes Co. ventral	Verhältnis	Total
Sal. atra Laur. . .	8	4	2 : 1	12
Sal. maculosa Laur.	4	4	1 : 1	8
Molge alp. Laur. .	8	2	4 : 1	10
Salamandrinen . .	20	10	2 : 1	30

Es ist gewagt, aus den dreissig Fällen einen zahlenmässigen Schluss zu ziehen. Wie wir aus der Tabelle entnehmen können, schwanken die Verhältniszahlen bei den verschiedenen Spezies. Die Untersuchungszahl der einen oder andern Art übt somit einen bestimmten Einfluss auf das Gesamtergebnis aus. Es lässt sich nur die Feststellung machen, dass *Salamandra atra* und *Salamandra maculosa* im Verhalten der gegenseitigen Coracoidlagerung ganz unbestimmt sind und deshalb keineswegs von einer Normallagerung gesprochen werden darf. *Molge alpestris* Laur. scheint ein konstanteres Coracoidenverhältnis aufzuweisen.

BRAUS (1919) hat einen Versuch zur Erklärung dieser individuellen Schwankungen unternommen. Er schreibt: „Man könnte sich etwa vorstellen, dass im allgemeinen die Leber dem rechten Epicoracoid verwehrt, so weit einzusinken, wie es die übrigen Eingeweide bei der Rückbildung des larvalen Bauches dem linken Epicoracoid gestatten. Dann wäre erklärt, dass das rechte Epicoracoid am oberflächlichsten zu liegen pflegt. Irgendeine gelegentliche Störung im Volumenverhältnis zwischen Leber und Magendarmkanal im entscheidenden Moment könnte die seltenern Fälle bedingen, in welchen das linke Epicoracoid oberflächlicher zu liegen kommt."

Können wir nun diesen Erklärungsversuch, der aus den Verhältnissen, wie sie bei Anuren existieren, hervorgegangen ist, auf die Urodelen übertragen? Das Zahlenverhältnis von *Molge alpestris* Laur. scheint dafür zu sprechen, während *Salamandra atra* und *maculosa* Laur. grössere diesbezügliche Schwankungen aufweisen. Zur genauen Beantwortung dieser Frage können uns die Zahlenverhältnisse nicht genügen, es ist notwendig, auf das

Stadium der Entwicklung zurückzugehen, wo die Coracoide im Begriff sind, sich zu überschieben. Hier liegt der Schlüssel zur Erklärung der wechselnden Coracoidlagerung. Eine nachträgliche Änderung der Coracoidlagerung ist durch die Veränderungen der Sehnenmasse der Linea alba auf diesem Stadium sehr unwahrscheinlich gemacht. Diese werden später eingehend besprochen, da sie für die Erklärung der wechselnden Überschiebung der Coracoide nur sekundäre Bedeutung haben. Ein Vergleich zwischen den Lagerungsverhältnissen der Leber und des Darms zu den Epicoracoiden der Anuren und den Coracoiden der Urodelen zeigt uns deutlich die Unmöglichkeit der Übertragung des Erklärungsversuches von BRAUS auf die entsprechenden Verhältnisse der Urodelen.

Bei Anuren ist der Spiraldarm auf dem Stadium der Überschiebung der Epicoracoide noch vorhanden. Dadurch ist es leicht verständlich, dass die Leber eng an die Epicoracoide angepresst wird. Der Erklärungsversuch von BRAUS scheint dadurch einen grossen Wahrscheinlichkeitswert zu erhalten. Bei Urodelen ist zu keiner Zeit der Entwicklung dieser für die Anuren typische Spiraldarm vorhanden. Wohl wird durch die vollständige Dotteraufnahme das Volumen des Darms beträchtlich vergrössert, aber er erreicht auf diesem Stadium niemals das des Spiraldarms. Die Kreuzung der Coracoide beginnt meistens vor der vollständigen Dotteraufnahme, bei *Salamandra atra* Laur. mit einer Körperlänge von 2—3 cm und einer Vorderbeinlänge von 4,5—6 mm. Die Anlage der Leber erreicht auf dieser Stufe der Entwicklung das Peritonealepithel nicht, sondern ist durch einen Spalt davon getrennt. Bei *Salamandra maculosa* Laur. treffen sich die Coracoide auf einem viel früheren Stadium, wo die Körperlänge der von *Salamandra atra* um zirka 1 cm nachsteht. Die Leber ist durch einen grossen Raum von der Coelomwand getrennt. Die Verhältnisse von *Molge alpestris* Laur. entsprechen eher denen von *Salamandra atra*. Es scheint also, dass der Druck der Leber als mechanisch wirkendes Prinzip bei den Urodelen für die wechselnde, gegenseitige Coracoidlagerung ganz ausser Betracht fällt.

Ich vermute die Ursache für die wechselnde Coracoidlagerung bei *Salamandra atra* und *maculosa* Laur. in den intra-uterinen Verhältnissen. In dieser Vermutung werde ich durch die Zahlenverhältnisse bestärkt. Die Kenntnis der Druckverhältnisse im Uterus bringt meinen Erklärungsversuch erst in den Bereich der Wahrscheinlichkeit.

Salamandra atra und *Salamandra maculosa* sind vivipar. Der Feuersalamander kann eine grosse Zahl von Larven in seinen beiden Uteri enthalten. Die Literaturangaben darüber schwanken sehr. Ich beobachtete als grösste Zahl in beiden Uteri 33 Stück, während VON SCHREIBERS (1833) bis 42 und FREYER (1842, n. KAMMERER) bis 72 angibt. Die Larven von *Salamandra maculosa* sind einjährig, wenn sie den Uterus verlassen. Die Coracoide nehmen auf dem Stadium der Geburt ihre arcifere Stellung schon ein. Bevor

die Larven den Uterus verlassen, liegen sie wie das Geld in einer Geldrolle dicht nebeneinander und füllen diesen prall aus. Schneidet man an einem Ende den Uterus auf, so werden die in der Eihaut liegenden Larven durch die Auslösung des Druckes teilweise ohne irgendwelche Hilfe hinausgepresst. Dieser Vorgang macht uns ungefähr die Grösse des Druckes im Innern des Uterus begreiflich. Dieser Druck prägt sich in der Körperform eines Teils der Larven prägnant aus. Es verstreicht oft eine geraume Zeit, bis alle Larven nach Befreiung aus der Eihaut ihr Gleichgewicht im Wasser gefunden haben. Dieser Druck, der selbstverständlich mit der Zahl und Grösse der Larven

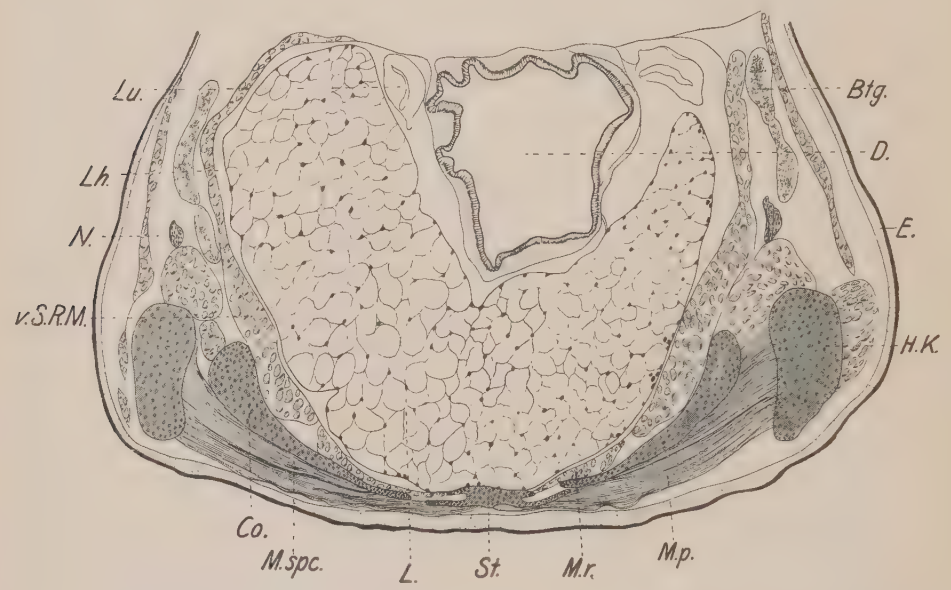


Fig. 3. Querschnitt durch die Sternalgegend der *Salamandra-atra*-Larve 28/1. *Co.*, Coracoid; *H.K.*, Humeruskopf; *St.*, Sternum; *M.p.*, Musculus pectoralis; *M.r.*, Musculus rectus; *M.spc.*, Musculus supracoracoideus; *v.S.R.M.*, ventrale Seitenrumpfmuskulatur; *N.*, Nervus supracoracoideus; *Btg.*, Blutgefäss; *D.*, Darm; *L.*, Leber; *Lh*, Leibeshöhle; *Lu.*, Lungenblase; *E.*, Epidermis.

im Uterus zunimmt, muss notwendigerweise auch auf die innern Organsysteme wirken. Das spricht sich in den Monstrositäten lebhaft aus. Die dichtgedrängten Larven brauchen in diesem Uterussacke nur eine entsprechende Lagerung zu haben, um die Wachstumsrichtung der Coracoide zu ändern. Dann ist erklärt, weshalb die gegenseitigen Lagerungsverhältnisse der Coracoide solchen Schwankungen unterworfen sind.

Für *Salamandra atra* können eine Anzahl Gründe gegen eine solche Erklärung geltend gemacht werden. Einmal ist die Zahl der Larven in den beiden Uteri viel geringer, und infolgedessen auch der Druck. Zweitens ist die Lagerung der beiden in den Uteri gelegenen Larven entgegengesetzt, d. h. die eine stösst mit dem Kopf an die caudale Wand des einen, die andere mit

dem entsprechenden Teil an die craniale Wand des andern Uterus. Der allfällige gegenseitige Druck wird durch diese Art der Lagerung ausgeglichen. Dem ist aber zu erwidern, dass die Larven von *Salamandra atra* drei bis vier Jahre im Uterus bleiben und dort ihre vollständige Entwicklung durchlaufen. Die Schultergürtelanlage tritt entsprechend der spätern Benützung auch später in Erscheinung. Durch diese beiden Momente scheinen uns die für *Salamandra maculosa* angegebenen Gründe wieder in Kraft zu treten. Für die obige Tatsache fällt besonders die Entwicklung mehr als eines Individuums in einem Uterus ins Gewicht. Die gegenseitige Hemmung dieser Tiere in ihrer Entwicklung liegt klar zutage.

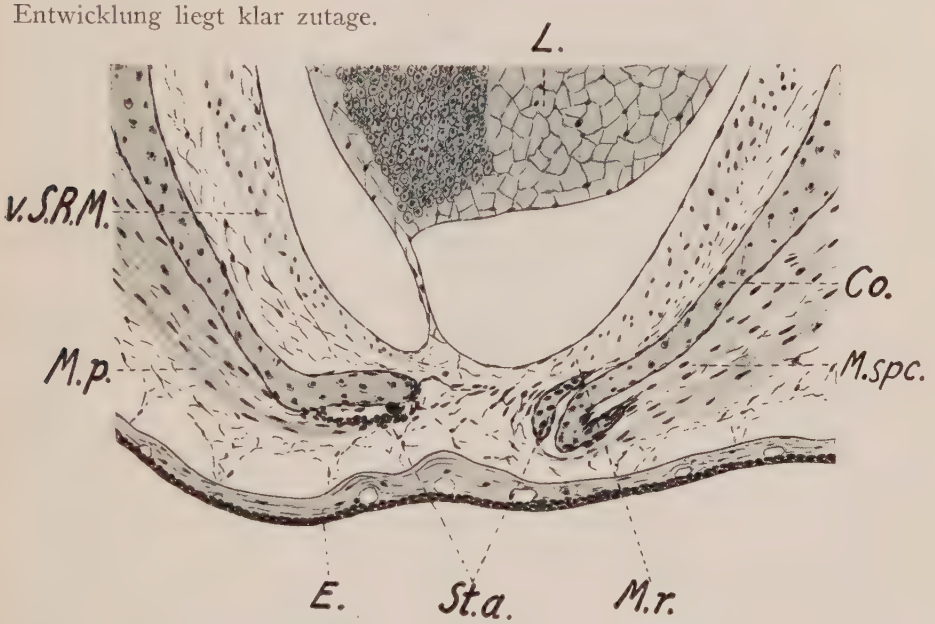


Fig. 4. Querschnitt durch die Sternalgegend der *Salamandra-atra*-Larve 29/1. Co., Coracoid; *St. a.*, Sternalanlage; *M. p.*, Musculus pectoralis; *M. r.*, Musculus rectus; *M. spc.*, Musculus supracoracoideus; *v. S. R. M.*, ventrale Seitenrumpfmuskulatur; *L.*, Leber; *E.*, Epidermis.

Vergleichen wir die beiden Figuren 3 und 4 miteinander, so fällt uns die verschiedene Stellung der Coracoide sofort in die Augen. Fig. 3 zeigt uns eine schematisierte Zeichnung eines Schnittes durch ein Individuum, das sich allein in einem Uterus befand und eine Körperlänge von 34,8 mm und eine Vorderbeinlänge von 6,9 mm besitzt, während Fig. 4 einen Schnitt durch eine Larve darstellt, die eine Körperlänge von 28,9 mm und eine Vorderbeinlänge von 5,4 mm aufweist und sich neben einem Geschwister von 29,4 mm Körperlänge und 6,1 mm Vorderbeinlänge befand. Damit hielt natürlich eine Druckerhöhung Schritt, die sich in der stärkern Ausdehnung des dorsoventralen und in der Verkleinerung des lateralen Durchmessers auswirkte. Deshalb diese verhältnismässig steile Stellung der Coracoide, die kümmer-

liche Ausbildung der Leber und die im Vergleich zur Körperlänge rudimentären Ansätze des Sternums. Die Stellung der Coracoide zueinander ist bei diesem Individuum noch ganz unbestimmt, während beim Individuum der Fig. 3 die Coracoide in der cranialen Region des Schultergürtels sich gegenseitig auf grosser Fläche überschieben. Vergleichen wir die morphologischen Verhältnisse dieses Schnittes mit einem Schnitt durch eine *Salamandra-maculosa*-Larve (Fig. 5), so können wir einige Ähnlichkeit in der Stellung der Coracoide und in der Ausbildung der Leber herausfinden. Diese Tatsache

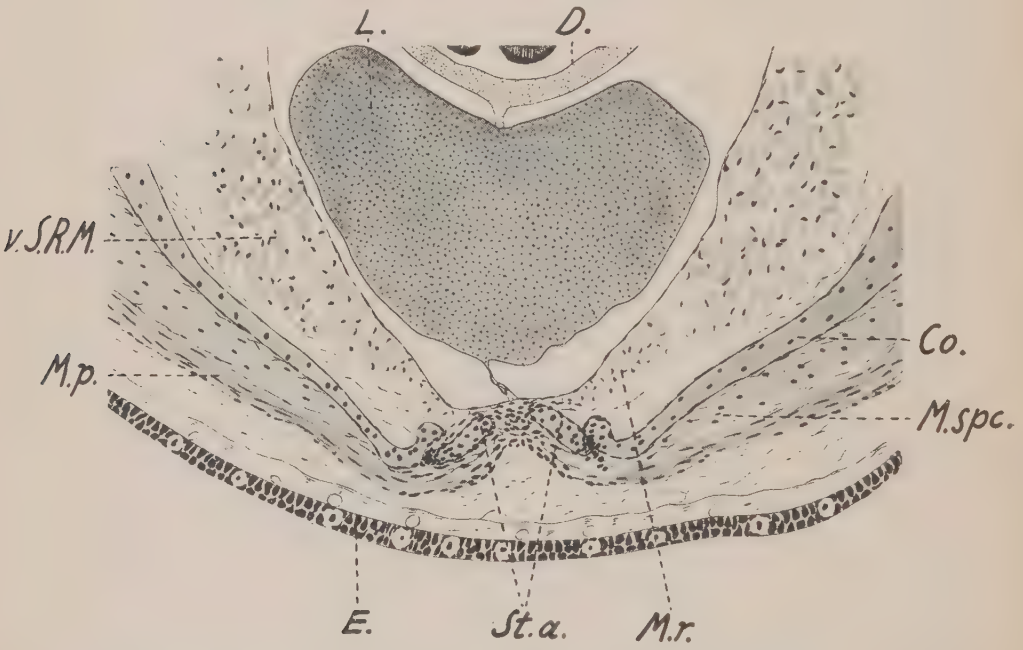


Fig. 5. Querschnitt durch die Sternalgegend einer *Salamandra-maculosa*-Larve. Figurenerklärung siehe Fig. 3 und 4.

fällt für die Beurteilung der Coracoidenlagerung bei *Salamandra atra* besonders ins Gewicht. Sie rückt uns die gleichen Momente, die für *Salamandra maculosa* so verständlich sind, auch für *Salamandra atra* in den Bereich der Möglichkeit. Es darf deshalb zusammenfassend der Satz aufgestellt werden: Die abwechselnde gegenseitige Lagerung der Coracoide bei den lebendgebärenden Salamandrinen ist eine Folge der intra-uterinen Entwicklung und der damit zusammenhängenden Druckverhältnisse im Uterus.

2. DAS METAZONALE SKELETTELEMENT DER URODELEN.

Die verschiedenen Formen der Sterna in der Urodelenreihe machen es notwendig, einen bestimmten Typus ins Betrachtungszentrum zu stellen. Ich wähle auch hier das Sternum eines Vertreters der Salamandrinen. Diese Urodelengruppe weist in diesem Skeletteil so kleine Schwankungen auf, dass das Sternum von *Salamandra maculosa* lediglich seiner Grösse wegen einen Vorzug verdient.

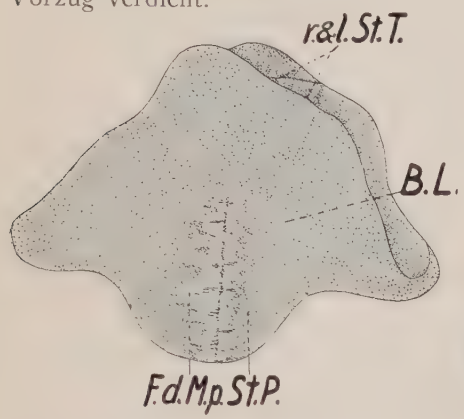


Fig. 6. Sternum von *Salamandra maculosa* (Ventralseite). *B. L.*, Begrenzungslinie der ventralen Sternaltasche; *r. & l. St. T.*, rechte und linke Sternaltasche; *St. P.*, Sternalplatte; *F. d. M. p.*, Fasern des Musculus pectoralis.

Fig. 7. Sternum von *Salamandra maculosa* (Dorsalseite). *d. & v. St. L.*, dorsale und ventrale Sternallamelle.

Das Sternum dieser Form schiebt sich als dreieckige Platte in den caudalen, medialen Winkel der Coracoide hinein. Die Basis des Dreiecks ist nach hinten gerichtet und läuft in einen caudalen, medialen Fortsatz aus, der sich mit breiter Basis an die Knorpelplatte ansetzt und nach hinten verjüngt. Das ganze Skelettelement ist leicht gewölbt, die konkave Fläche liegt auf der Innenseite gegen die Leibeshöhle zu. In der Mitte besitzt der Knorpel die grösste Mächtigkeit, um auf beide Seiten in papierdünne Knorpellamellen auszulaufen. Auf der Ventralseite des Sternums befinden sich Skulpturen, die sich als weisse Linien im durchscheinenden Knorpel ausnehmen (Fig. 6). Zwei solcher weisser Bänder folgen dem Verlauf der caudalen Coracoidränder, und da das Sternum sich über die Coracoide in ihrem caudalsten Teil schiebt, kreuzen sich mit den Coracoidrändern auch die Linien. Von dem Kreuzungspunkt dieser Linien, der genau im caudalen-medialen Winkel der Coracoide liegt, zieht auf der Ventralseite eine Knorpelerhöhung gegen die hinterste Spitze des Sternums. Diese schmale Knorpelrippe dient dem Musculus pectoralis als Ansatzstelle. Meistens haften nach der Präparation auch noch einige Fasern dieses Muskels an dieser Skulptur. Im caudalen Teil, der

hinter dem Verlauf der sich kreuzenden Linien liegt, ist die Sternalplatte einheitlich. Sie nimmt infolgedessen keinen Anteil an der Überschiebung des Sternums über die Coracoidränder. Der craniale Sternalteil zerfällt in eine dorsale und eine ventrale Lamelle, die sich über und unter den medianen, caudalen Teil der Coracoide schieben und diese zwischen sich einschliessen. Die ventrale Lamelle nimmt eine grössere Ausdehnung an als die dorsale, so dass sie die dorsale nach den Seiten und nach vorn überragt (Fig. 7).

Die Funktion des Sternums müssen wir bei den Urodelen wie bei den Anuren in der Verbindung und Führung der Coracoide resp. der Epicoracoide suchen. Will das Urodelensternum aber dieser Funktion gerecht werden, so muss noch eine weitere Einrichtung geschaffen sein, die die Coracoide im cranialen Teil voneinander trennt und die die Taschen gegeneinander abschliesst. Bis zum Kreuzungspunkt der weissen Linien werden die Taschen von der einheitlich dazwischen liegenden Sternalplatte getrennt. Cranial von jenem Punkt würden die Taschen zusammenlaufen, wenn nicht eine dünne Knorpellamelle sich zwischen die Coracoide hineinschieben würde. Ihre Befestigungslinien sind durch die weissen bandartigen Flächen vor dem Kreuzungspunkt markiert. Die Taschen werden durch diese Knorpelmembran also auch im vordern Teil des Sternums vollständig getrennt und liegen übereinander (Fig. 8). Die dorsale und ventrale Lage der linken und rechten Tasche hängt vom gegenseitigen Lagerungsverhältnis der Coracoide ab. Es scheint uns deshalb begreiflich, dass die Taschen erst gebildet werden, wenn der arcifere Zustand schon erreicht ist. Am deutlichsten zeigen Querschnitte den Verlauf der oft beschriebenen Taschen. Fig. 9/1, 2, 3 u. 4 stellen Querschnitte durch das Sternum einer jungen *Salamandra atra* vor. Im caudalsten Schnitt (Fig. 9/4) sind die Coracoide durch die einheitliche Sternalplatte weit voneinander getrennt. Die Taschen sind noch nicht getroffen. Auf dem folgenden Schnitt (Fig. 9/3) liegen die Coracoide in den Taschen und sind einander schon bedeutend genähert. Auf den Schnitten, die vor dem Kreuzungspunkt durchführen (Fig. 9/1 u. 2) schiebt sich die das rechte Coracoid aufnehmende Spalte unter die des linken, so dass die Sternaltaschen in ihrer Lagerung der Kreuzung der Coracoide folgen.

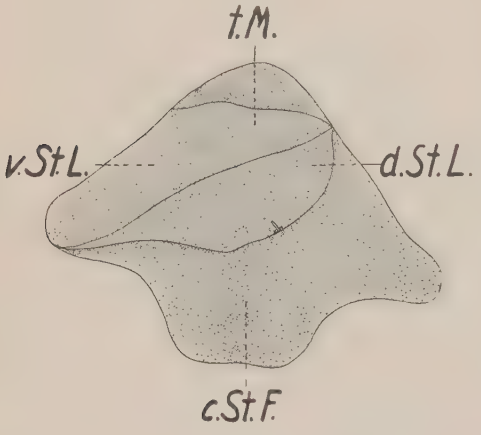


Fig. 8. Sternum von *Salamandra maculosa*. Die dorsale Sternallamelle ist umgeschlagen und durch eine Sonde befestigt worden. *c. St. F.*, caudaler Sternalfortsatz; *t. M.*, trennende Membran; *d. & v. St. L.*, dorsale und ventrale Sternallamelle.

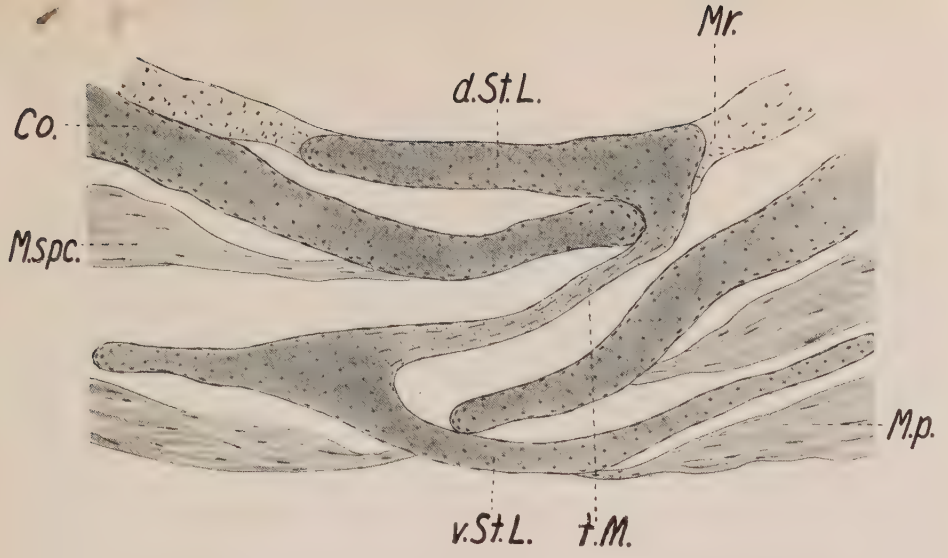


Fig. 9/1.

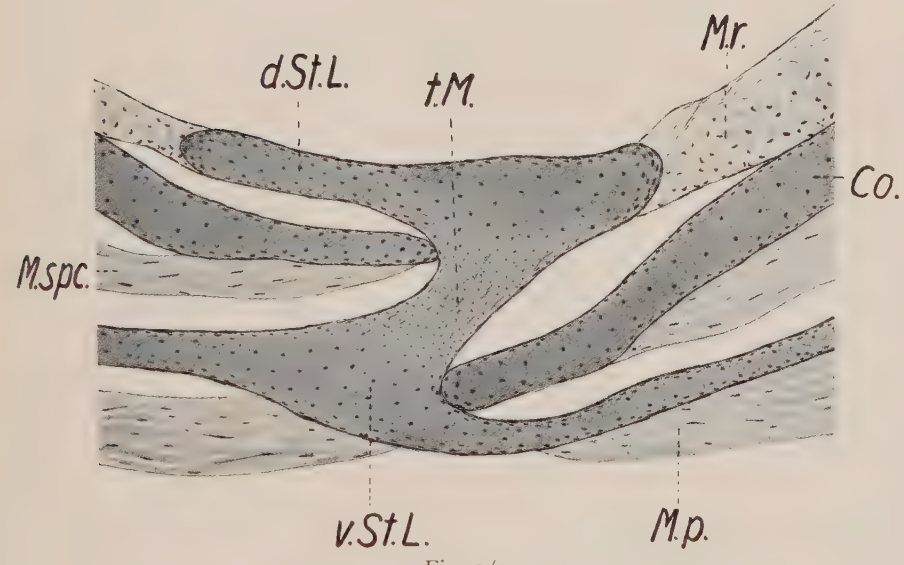


Fig. 9/2.

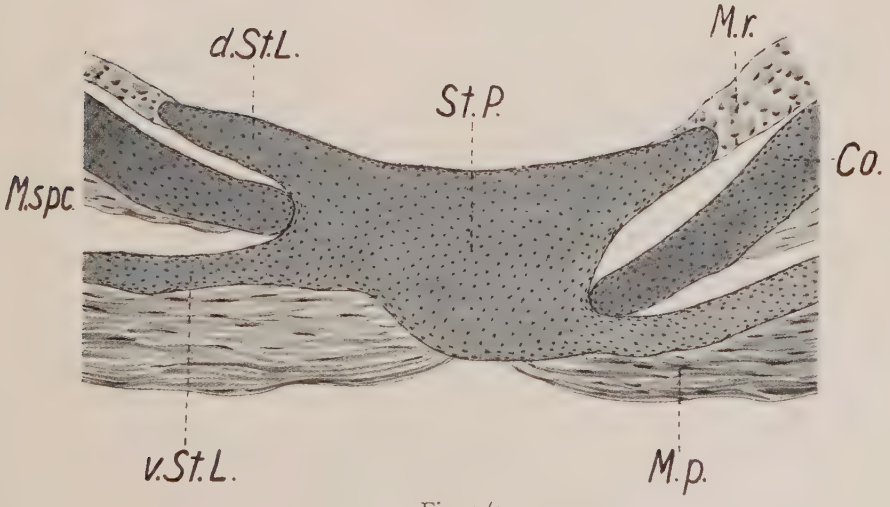


Fig. 9/3.

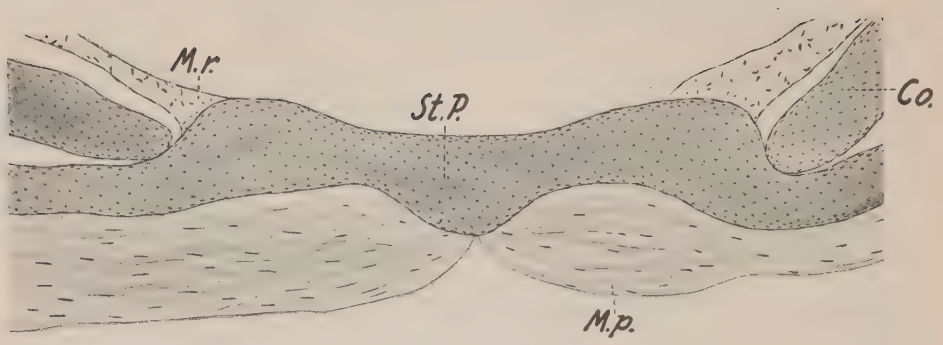


Fig. 9/4.

Fig. 9/1—4. Querschnitt durch ein Sternum einer jungen *Salamandra atra* in cranio-caudaler Richtung. *Co.*, Coracoid; *d. & v. St. L.*, dorsale und ventrale Sternallamelle; *t. M.*, trennende Membran; *St. P.*, Sternalplatte; *M. p.*, Musculus pectoralis; *M. r.*, Musculus rectus; *M. spc.*, Musculus supracoracoideus.

Um die Variationen in der Form der Salamandrinen-Sterna zu zeigen, zeichnete ich vier Sterna von ausgewachsenen *Salamandra maculosa* Laur. (Fig. 6, 7, 8 u. 10) und vier der Spezies *Salamandra atra* Laur. (Fig. 11, 12, 13 u. 14). Die *Salamandra-maculosa*-Sterna scheinen grösseren Formschwankungen unterworfen zu sein als die von *Salamandra atra*, was mit der grösseren Schwankung in der Coracoidenlagerung sehr wohl übereinstimmt. Die Formendifferenzen betreffen hauptsächlich den caudalen einheitlichen Fortsatz und die Taschen. Während die drei Sterna (Fig. 6, 7 u. 8) ziemlich übereinstimmen und als die Normalformen des *Salamandra-maculosa*-Sternums angesehen werden dürfen, stellt Textfig. 10 ein Sternum dar, das wohl niemand als das metazonale Element dieser Spezies beurteilen würde. Der einheitliche, caudale Fortsatz hat sich in zwei kleinere, schmale Fortsätze geteilt, die an den beiden latero-caudalen Ecken nach hinten ziehen. Die Taschen, die bei

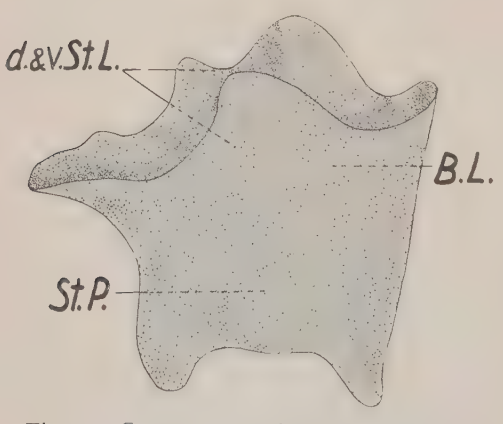


Fig. 10. Sternum von *Salamandra maculosa*. *B. L.*, Begrenzungslinien der Sternaltaschen; *d. & v. St. L.*, dorsale und ventrale Sternallamelle; *St. P.*, Sternalplatte.

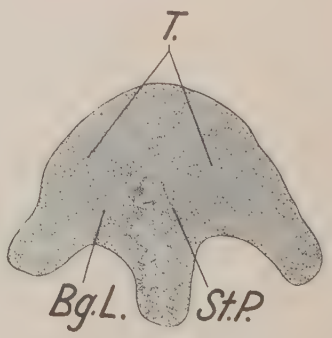


Fig. 11. Sternum von *Salamandra atra*. *Bg. L.*, Begrenzungslinie der ventralen Sternaltasche; *St. P.*, Sternalplatte; *T.*, Sternaltaschen.

den übrigen Sterna durch die hellen Linien in schräg nach vorn verlaufender Richtung angedeutet sind, nehmen eine typische quere Lage ein. Ihre innern Begrenzungslinien werden durch das querverlaufende Band markiert. Trotzdem sind die Taschen aber durch eine in der Medianen gelegene Scheidewand voneinander getrennt. Die Lage dieses Sternums zu den Coracoiden konnte ich nicht feststellen, da ich die eigenartige Form dieses Sternums erst nach der Entfernung der entsprechenden Muskulatur erkannte. Diese Form des Sternums begegnete mir nur ein einziges Mal in zehn Fällen. Die Sterna von *Salamandra atra* Laur. (Fig. 11, 12, 13 u. 14) weichen nicht nennenswert von einem Normaltypus ab. Mit Ausnahme einer grössern oder kleinern Asymmetrie und eines grössern oder kleinern caudalen Fortsatzes stimmen sie alle überein.

Die Normalformen der Sterna dieser beiden *Salamandra*-Spezies zeigen grosse Übereinstimmung. Im allgemeinen sind die Fortsätze beim *Salamandra-atra*-Sternum ausgeprägter ausgebildet als dies beim entsprechenden Skelettstück von *Salamandra maculosa* der Fall ist.

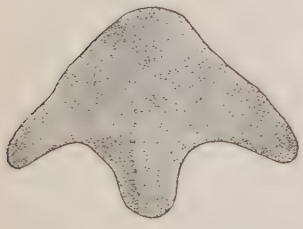


Fig. 12. Sternum von *Salamandra atra*. Figurenerklärung siehe Fig. 11.

Fig. 13. Sternum von *Salamandra atra*. Figurenerklärung siehe Fig. 11.

Fig. 14. Sternum von *Salamandra atra*. Figurenerklärung siehe Fig. 11.

3. DIE GEGENSEITIGEN VERBINDUNGEN DER TEILE DES BRUSTSCHULTERAPPARATES.

Der Schultergürtel der Urodelen bildet eine Einheit. Die Teile sind durch die Knochenplatte in der glenoidalen Region fest miteinander verbunden. Bei diesem grossen Ausmass von Knorpel ist eine solche Verfestigung des Schultergürtels im Aufhängepunkt der Extremitäten wohl notwendig. Diese Erscheinung muss ihren Einfluss auf die Bewegung der Urodelen haben. Tatsächlich treten die Urodelen mit den Anuren in diesem Punkt in krassen Gegensatz. Bei den Anuren finden wir in den meisten Fällen einen grossen Knorpelkomplex um die Cavitas glenoidalis herum. Betrachten wir die biologischen Verhältnisse beider Gruppen, so scheint sich dieser Gegensatz leicht zu lösen. Die Anuren sind ein bewegliches Völklein, die neben

ihrem nassen Element die Bewegung auf der festen Erde mit grösserer Vollkommenheit beherrschen als die Urodelen. Unter ihnen sind Formen zu finden, die selbst auf Bäumen leben und die Luft sich dienstbar zu machen versuchen.

Die Urodelen sind grösstenteils Wasserbewohner. Dieses nasse Element beherrschen sie dank ihres Ruderschwanzes gut. Auf dem Land aber sind sie unbeholfen. Dies mag mit der einheitlichen Konstruktion ihres Zonoskeletts zusammenhängen. Die Schultergürtelteile liegen der Haut eng an und machen als Ganzes die Wölbung der Körperwand mit.

Die Verbindung der Schultergürtelhälften in der Medianen ist für die Funktion des Zonoskeletts von grosser Wichtigkeit. Die Bewegung des Brustschulterapparates muss fast ausschliesslich durch die lose Verbindung der medianen Coracoidränder bewirkt werden. Diese werden miteinander durch eine Membran verbunden, die sich nach hinten in jene Scheidewand der Taschen des Sternums fortsetzt. Das Sternum tritt also mit dem ventralen Schultergürtelteil durch die Membran in Verbindung. Zur grössern Festigkeit des coracoidalen-sternalen Bindegewebsstreifens hat sich an deren Ansatzstelle am Sternum Knorpel abgelagert, der dann allmählich in das fibröse Gewebe ausläuft. Durch die Einlagerung einer festen Substanz in die weiche, biegsame Bindegewebsmasse erlangt diese im sternalen Teil eine gewisse Starrheit, die für den Mechanismus der Sternal- und Coracoidalelemente von Wichtigkeit ist.

Ein Versuch zur Erklärung dieser Apparatur entspringt aus der Präparation von ausgewachsenen Individuen der Spezies *Salamandra atra* Laur. Schon oben haben wir festgestellt, dass der Musculus pectoralis in der Mitte der einheitlichen Sternalplatte inseriert. Es ist ein mächtiger Muskel, der seine Anheftungsstelle am Humeruskopfe hat. Neben diesem Muskel wird das Sternum noch durch die Musculi recti externus und internus befestigt, wie aus den Fig. 9/1, 2, 3 u. 4 der Querschnitte eines Sternums hervorgeht. Diese Muskeln halten das metazonale Skelettelement wie in einem Schraubstock fest. Die Coracoide besitzen unter sich nur eine membranöse Verbindung. Die Membran ist sehr elastisch. Die Elastizität lässt sich durch Zug an den beiden Coracoiden der herauspräparierten ventralen Schultergürtelteile feststellen. Die Membran übt einen bestimmten Zug auf die Coracoidränder aus, dergestalt, dass die Übereinanderlagerung der Coracoide sich zu verkleinern trachtet. Diesem Zug läuft aber die ganze Knorpelmasse der Coracoide zuwider. Kommt aber eine Betätigung der Schultermuskeln (Musculus supracoracoideus, Musculus procoracoideus usw.) hinzu, z. B. bei Ortsbewegungen des Individuums, so werden die Coracoide als Ganzes verschoben. Eine Verschiebung in Richtung der Überschiebung der Coracoide ist nur bis zur Elastizitätsgrenze der Membran möglich, die sich in diesem Fall verbreitert. Eine Verschiebung von grösserem Ausmass kann nur in cranio-

caudaler und medio-lateraler Richtung stattfinden. Das Knorpelgewebe zwischen den Sternallamellen macht die Bewegung der Membran mit und da dieser Teil der Membran starr ist, wird die Bewegung der Coracoide bis zu einem gewissen Grad auch auf das Sternum übertragen. Dieses würde sich mit dem Membranzug, der durch die Coracoide verursacht wird, drehen, wenn es nicht von den Muskeln gehalten würde. Somit ist die Bewegung der Coracoide nur innerhalb gewisser Grenzen möglich. Das Sternum verhütet also indirekt eine übermässige Verschiebung der Coracoide, die dem Individuum schaden könnte.

4. DER AMPHIBIEN-SCHULTERGÜRTEL ALS PHYLOGENETISCHE EINHEIT.

Die weitschichtige Literatur über den Amphibien-Schultergürtel umfasst zum grössten Teil Angaben über den Brustschulterapparat der Anura. Dem Zonoskelett der Urodelen wurde ausser durch die klassische Arbeit von PARKER (1868) kleines Interesse entgegengebracht. Diese befasst sich aber nur mit den rein anatomisch-morphologischen Verhältnissen dieses Skelettteils, so dass man sich des Eindrucks nicht erwehren kann, der Urodelen-Schultergürtel sei nach verschiedenen Richtungen hin vernachlässigt worden. Daran wurde aber zu keiner Zeit gezweifelt, dass ihm ein grosser entwicklungsgeschichtlicher Wert zukomme. So schreibt GEGENBAUR (1876) in seiner Kritik über „die Entwicklungsgeschichte der Unke": „Die Urodelen haben primitivere Verhältnisse ans Licht gefördert als die Anura und deshalb muss von ihnen ausgegangen werden." Trotzdem wurden die Urodelen in der Behandlung des Schultergürtels den Anuren meistens nur als Anhang angefügt. Die Gründe zur Erklärung dieser Tatsache liegen in den einfachen anatomischen Verhältnissen des Urodelen-Zonoskeletts. Wie bereits hervorgehoben, sind die Schwankungen im Bauplan dieses Skeletteils so gering, dass der in Fig. 1 dargestellte Stiltypus auf jede Form mühelos angewendet werden kann. Durch die grosse Konstanz in der Erscheinung der Urodelen-Schultergürtelformen wurde die Aufmerksamkeit fast gezwungenermassen auf die in diesem Skeletteil variationenreichere Gruppe der Anuren gerichtet.

Eine detaillierte Beschreibung der anatomischen Verhältnisse des Anuren-Schultergürtels kann an dieser Stelle umgangen werden. Ich verweise diesbezüglich auf die Arbeiten von GEGENBAUR (1865), PARKER (1868), GOETTE (1875, 1877), BRAUS (1909, 1919) und DE VILLIERS (1922).

Die einfachen und zugleich primitiven Merkmale des Urodelen-Schultergürtels gegenüber dem der Anuren sind in folgenden Punkten festgelegt:

1. im Fehlen der Deckknochen (Clavicula und Cleithrum);
2. in der grossen Ausdehnung des Knorpels und in der Einschränkung des Knorpelknochens auf kleine Bezirke;

3. in der fast ausschliesslich arciferen Stellung der Coracoide und im Fehlen der Epicoracoide.

Das Fehlen der Deckknochen darf wohl nicht als ursprüngliches Merkmal gebucht werden, da die Vorfahren der Urodelen, die Stegocephalen, wohlausgebildete Claviculæ und Cleithra besassen. Es muss angenommen werden, dass die Urodelen dieser Bindegewebsknochen verlustig gegangen sind, obwohl das nicht direkt bewiesen werden kann.

Ich möchte in diesem Kapitel den Urodelen-Schultergürtel ins Zentrum der Betrachtung stellen und zeigen, dass die kleinen Formschwankungen nichts anders sind als Anfänge zu den grossen Variationen, die sich in der Anuren-Schultergürtelreihe bemerkbar machen, d. h. ich möchte die Entwicklungstendenzen des Amphibien-Schultergürtels, ausgehend von dem der Urodelen, betrachten.

An Darstellungen über die Entwicklung des Arcifera- und Firmisternia-Schultergürtels aus dem der Aglossa fehlt es nicht. Braus (1919) hat darüber folgendes Entwicklungsschema aufgestellt:

Aglossa.
Arcifera. Firmisternia.

Über das Verhältnis des Urodelen-Schultergürtels zu dieser Entwicklungsreihe des Anuren-Brustschulterapparates äussert sich Braus nicht. Bolkay (1915/16) begnügt sich mit der Bemerkung, dass der Urtypus des Amphibien-Schultergürtels eine arcifere Form mit knorpelig präformiertem Omo- und Metasternum sei. Eine solche Form existiert nicht, er bezeichnet sie als „hypothetische Ahnenform". Die Arciferie der Urodelen, weiter der arcifere Zustand des Brustschulterapparates der Raniden in seinem ersten Entwicklungszustand und die Bildung des knorpelig präformierten Omo- und Metasternums bei Raniden nach der Metamorphose geben ihm den Beweis für die Richtigkeit der Annahme der obigen hypothetischen Form. Von diesem Urtypus sind dann die beiden Zweige: die firmisternen Raniden und die arciferen Urodelen hervorgegangen. Bolkay befasst sich im weitern dann nur noch mit der Entwicklung des Schultergürtels der Firmisternen. Nach ihm wären die Urodelen als ein Geschwisterzweig dieser Gruppe anzusehen. Über die Stellung der Arcifera und der Aglossa werden wir von diesem Autor nichts inne. Die Darstellung nach Bolkay (1915/16) würde also folgendermassen aussehen:

hypothetische Ahnenform
Urodelen Firmisternen

Aus diesen beiden Ansichten erfahren wir über die Urodelen so wenig, dass es notwendig erscheint, diese einer diesbezüglichen genauen Betrachtung

zu unterziehen. Dabei müssen wir die Entwicklungstendenzen des Schultergürtels im allgemeinen zuerst kennen.

Die Entwicklungsrichtungen des Schultergürtels sind funktionell bedingt. Die Funktionen dieses Skeletteils haben wir in der Fixierung der Vorderextremitäten und als Schutzeinrichtung der Brustorgane zu suchen. Je massiver der Schultergürtel also gebaut ist, um so besser kann er dieser Aufgabe gerecht werden. Damit hält aber gleichzeitig eine Bewegungshemmung Schritt, die für den Kampf ums Dasein die folgenschwerste Bedeutung hätte. Um diesen beiden einander entgegengesetzten Bestrebungen genügen zu können, muss der Schultergürtel:

1. möglichst peripher gelagert sein, damit der Humeruskopf eine grosse Bewegungsfreiheit hat;
2. muss er mit der kleinst möglichen Materialmasse aufgebaut werden. In der Einleitung wies ich darauf hin, dass die Knochensubstanz bei gleicher Masse viel grössern Ansprüchen gerecht zu werden vermag als der Knorpel. Infolgedessen werden wir im Interesse der Lokomotion eine Tendenz zur grössern Verknöcherung des Brustschulterapparates vorfinden müssen und eine entsprechende Abnahme der Knorpelsubstanz;
3. müssen die Kräfte, die bei der Fortbewegung durch die Extremitäten auf die Schultergürtelteile übertragen werden, in einem möglichst günstigen Winkel auf die in Frage stehenden Skeletteile wirken, wenn eine Lokomotion mit kleinstem Energieaufwand stattfinden soll, d. h. es muss in der Entwicklung des Amphibien-Schultergürtels eine Tendenz zur möglichst günstigen Lagerung der Schultergürtelteile unter sich und zum Humerus festzustellen sein.

Diese drei Punkte sind für die Lokomotion von grösster Bedeutung, laufen aber der wirksamen Fixierung der Vorderextremitäten zuwider. Um aber auch diese Aufgabe lösen zu können, sind die Schultergürtelhälften miteinander in der Medianen verbunden. Verschiedene Arten und Grade der Verbindung sind festzustellen, die uns den Entwicklungsgedanken, die Vervollkomnung der organischen Wesen, vor Augen führen.

Die drei wichtigsten Entwicklungsmomente:

1. die Ausdehnung des Knochens und die Einschränkung des Knorpels;
2. die Stellung der Schultergürtelteile zueinander;
3. die Verbindungsarten und -grade der Schultergürtelhälften in der Medianen,

wollen wir in der Reihe der Amphibien-Schultergürtel festzustellen trachten.

Diese drei Entwicklungsmomente lassen sich nicht getrennt voneinander behandeln, da sie miteinander in funktioneller Beziehung stehen.

Als primäres Moment betrachte ich die strukturellen Verhältnisse (Knorpel oder Knochen), denen sich die beiden andern unterordnen. Diese sind schon in der Einleitung als Beweis für den Übergang vom Wasser- zum Landleben herangezogen worden. Es handelt sich jetzt darum, diese Tatsache an Hand einer Reihe zu demonstrieren. Von diesem Gesichtspunkt aus ist das Zonoskelett der Amphibien noch nie beurteilt worden, obwohl wir über die Verhältnisse vom Knorpel und Knochen im einzelnen Schultergürtel sehr wohl orientiert sind. Diese Betrachtung muss von einem Vergleich der Grössenverhältnisse gefolgt sein, um zu zeigen, dass die Knochensubstanz wirklich die Eigenschaften besitzt, die ihr in der Einleitung zugesprochen wurden.

Die Stellung der Schultergürtelteile zueinander und die Verbindung der Schultergürtelhälften in der Medianen stehen in enger Korrelation, so zwar, dass die Stellung der ventralen Äste bestimmend auf die Verbindungsart der Schultergürtelhälften einwirkt. Je grösser die Fläche der Berührung der medialen Skeletteile ist, um so lockerer darf die Verbindung der Zonoskelett-hälften sein, oder mit der kleinern medianen Ausdehnung des ventralen Schultergürtelteils muss eine festere Verbindung Schritt halten, wenn dieser Schultergürtel den gleichen Anforderungen entsprechen soll wie der andere. Nach diesem Gesichtspunkt lässt sich ebenfalls eine schöne Entwicklungsreihe aufstellen.

Drei Verbindungsarten können wir in der Amphibien-Schultergürtelreihe feststellen:

1. Die medianen Skeletteile der ventralen Schultergürtelregion überlagern einander, ohne miteinander zu verwachsen (Urodelen und Arcifera).
2. Die caudalen, medianen Skeletteile überlagern sich, während die cranialen nebeneinander gelagert sind (Aglossa).
3. Die medianen Skeletteile sind nebeneinander gelagert und fest miteinander verwachsen (Firmisternia).

Im anatomischen Teil des Urodelen-Brustschulterapparates haben wir die erste Verbindungsart kennengelernt und dort betont, dass ein Unterschied bestehe zwischen der Arciferie der Urodelen und der der Arcifera, so dass wir also die erste Verbindungsart in zwei Unterarten teilen können:

a) Die Coracoide überschieben sich in der Medianen (Urodelen).

b) Die Epicoracoide überschieben sich in der Medianen (Arcifera).

Als weiteres Verbindungsmittel der beiden Schultergürtelhälften kommt das Sternum in Betracht. Dieses soll in einem besondern Kapitel betrachtet werden.

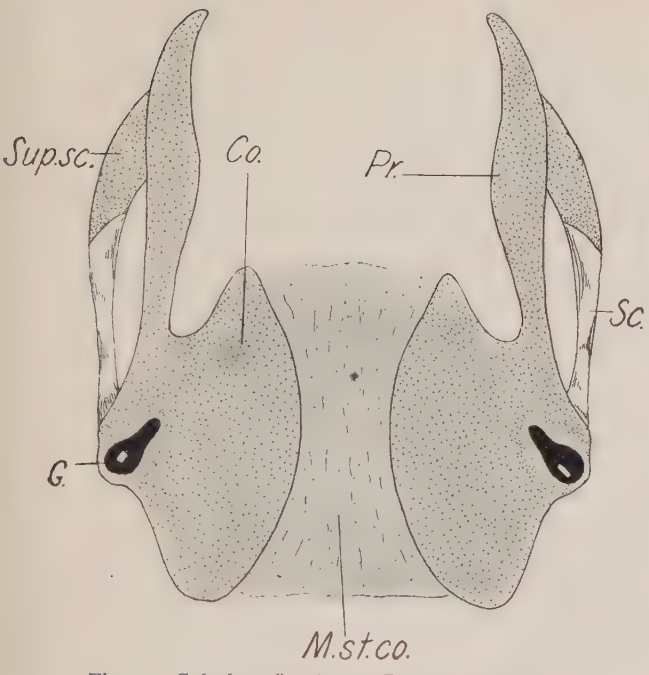


Fig. 15. Schultergürtel von *Proteus anguineus* Laur. (Ventralseite) n. Parker (1868). *Co.*, Coracoid; *M. st. co.*, Membrana sterno-coracoidea; *Pr.*, Procoracoid; *Sc.*, Scapula; *Sup. sc.*, Suprascapula; *G.*, Gelenkhöhle.

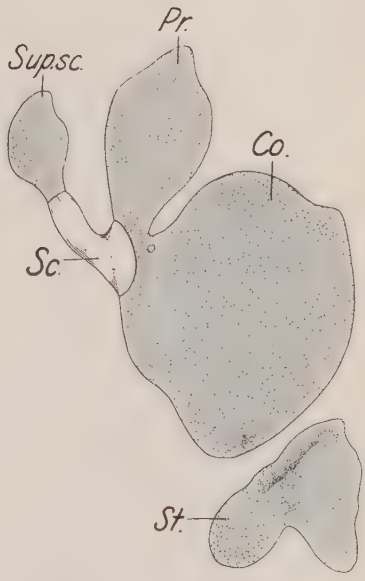


Fig. 16. Schultergürtel von *Megalobatrachus maximus* Schl. (Dorsalseite) n. Parker (1868). *St.*, Sternum. Übrige Bezeichnung siehe Fig. 15.

A. *Betrachtung der drei Entwicklungsmomente in der Urodelen-Schultergürtelreihe.*

a. Die strukturellen Verhältnisse.

Bei der grossen Übereinstimmung der morphologischen Verhältnisse der Urodelen-Schultergürtel zeigen sich strukturelle Unterschiede, die von Parker (1868) zur Einteilung der Urodelen benutzt wurden, welche Einteilung aber mit der Stellung der Spezies im System nichts zu tun hat. Er teilt die Schultergürtel nach der Zahl der Verknöcherungszentren ein in solche:

1. „mit einer Ossifikation in jeder Schultergürtelhälfte“:
   Proteus anguineus Laur., *Cryptobranchus alleghaniensis* Daud., *Megalobatrachus maximus* Schl., *Amblystoma mexicanum* Cope.;
2. „mit zwei Ossifikationen in jeder Schultergürtelhälfte“:
   Siren lacertina L., *Amphiuma means* Gard.;
3. „mit drei Ossifikationen in jeder Schultergürtelhälfte“:
   Molge alpestris Laur., *Molge cristatus* Laur., *Salamandra maculosa* Laur., *Salamandra atra* Laur.

Die Beispiele sind gegenüber der Zusammenstellung von PARKER von mir vermehrt worden.

Aus dieser Einteilung geht ohne weiteres eine Vermehrung der Knochensubstanz von der ersten bis zur dritten Gruppe hervor. Es frägt sich aber, ob wir die Knochenkerne dieser Gruppen in entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang bringen können. Um dies festzustellen, müssen wir die Lokalisation der Knochenzentren kennen.

Wie aus den Fig. 15 u. 16 hervorgeht, ist nur die Scapula in der ersten Gruppe verknöchert. Die Verknöcherung erreicht bei *Proteus anguineus* Laur. die Gelenkhöhle nicht, sie ist nur auf die dorsale Schultergürtelregion beschränkt, während sie bei *Megalobatrachus maximus* Schl. in den ventralen Schultergürtel hineinragt. Wir können also eine fortschreitende Verknöcherung von der Scapula aus ventralwärts feststellen. Diese Tatsache war GEGENBAUR (1865) schon bekannt. Er stellt eine diesbezügliche Reihe der Verknöcherung auf: *Proteus, Menobranchus, Cryptobranchus* und *Amblystoma*. *Megalobatrachus* dürfte in dieser Reihe an den Schluss gestellt werden. Auch *Siren* und *Amphiuma* stellt er auf die gleiche Stufe wie *Proteus*. Diese Formen enthalten aber neben dem scapularen Knochenkern noch einen coracoidalen, sie gehören also der zweiten Gruppe an. Der ganze übrige Schultergürtel ist knorpelig, und zwar erreicht die Knorpelsubstanz die grösste Ausdehnung bei *Megalobatrachus*, wo die *Incisura coracoidea* nach der Figur von WIEDERSHEIM (1898) in eine schmale Spalte umgewandelt ist.

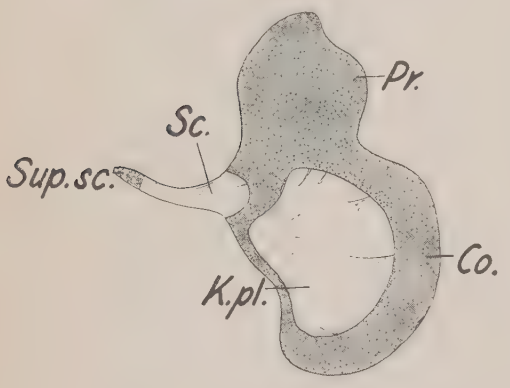


Fig. 17. Schultergürtel von *Amphiuma means* Gard. (Dorsalseite) n. PARKER (1868). *K. pl.*, Knochenplatte im Coracoid. Übrige Bezeichnung siehe Fig. 15.

Die zweite Gruppe ist charakterisiert durch den neuauftretenden Knochenkern (Fig. 17). Der Knochenkern besitzt im ausgewachsenen Zustand gar keine Beziehungen zur knöchernen Scapula. Er liegt im Coracoid und ist bei *Amphiuma means* Gard. vollständig im Knorpel eingebettet, während er bei *Siren lacertina* L. wie eine Halbinsel vom caudo-lateralen Rand des Coracoids in den Knorpel hineinragt.

Die Vertreter der dritten Gruppe zeichnen sich durch eine einheitliche Knochenplatte in der glenoidalen Gegend des Schultergürtels aus (Fig. 2). Der Knochen der Scapula, der bei *Proteus, Menobranchus* usw. die Gelenkhöhle noch nicht erreicht, verschmilzt bei den Salamandrinen mit den zwei Verknöcherungen des ventralen Schultergürtelteils.

Die Frage nach der Herkunft der ventralen Knochenplatte ist ganz ungelöst. Sie kann nur phylogenetisch ergründet werden. Wie schon bemerkt,

geht die Verknöcherung der ventralen Knochenzone von einem procoracoidalen und coracoidalen Zentrum aus (PARKER, 1868). Daraus könnte auf eine autochthone Entstehung der ventralen Knochenplatte geschlossen werden. BRAUS (1919) hat uns aber gezeigt, dass die histologischen Veränderungen bei Verknorpelung und Verknöcherung nur Manifestationen einer determinierten Anlage sind. Es wäre leicht zu denken, dass hier ursprünglich die Verknöcherung der Scapula weiter um sich griff und einen Teil der ventralen Gürtelzone in ihren Bereich zog. Ein Anfang der ventralen Eroberungswanderung des Scapularknochens liegt im Verhalten der Scapula bei *Megalobatrachus* und *Amblystoma* ausgedrückt, wo der Knochen den cranialen Rand der Gelenkhöhle berührt. Weitere Übergangsstufen fehlen. Nachdem der ganze Bereich von der Scapula aus verknöchert worden ist, könnten dann physiologische Ursachen den Anlass zur getrennten Verknöcherung der später einheitlichen Knochenplatte gegeben haben.

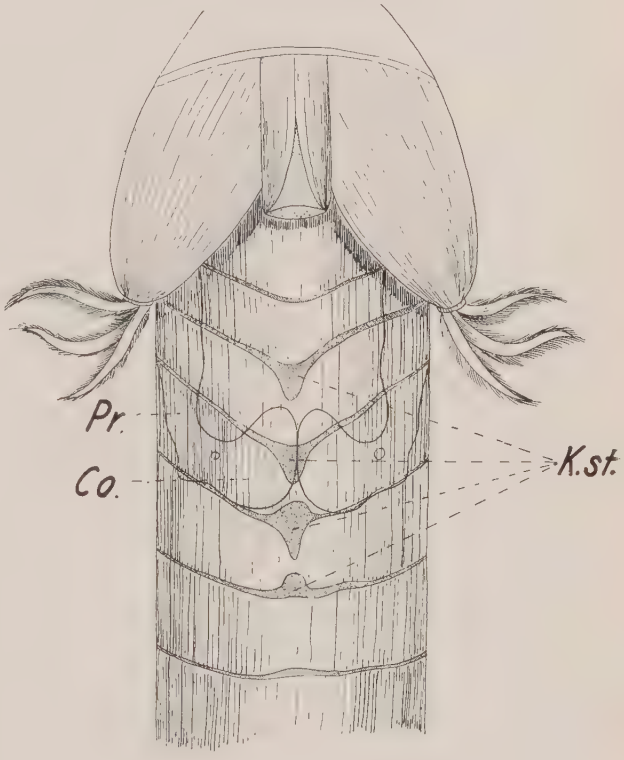


Fig. 18. Ventralansicht von *Menobranchus* mit den blossgelegten Knorpelstreifen *K. st.* in den Inscriptiones tendineæ (n. WIEDERSHEIM, 1892). *Co.*, Coracoid; *Pr.*, Procoracoid.

Für die selbständige Entstehungsweise der getrennt angelegten Knochenkerne in der ventralen Schultergürtelregion der Salamandrinen spricht das Verhalten der coracoidalen Knochenplatte bei *Siren* und *Amphiuma*. Dieser Weg der Bildung der einheitlichen, lateralen Knochenmasse birgt grosse Möglichkeit in sich. Wir können direkte Vergleiche ziehen zwischen der Ossifikation im Coracoid von *Siren* und *Amphiuma* mit einem Stegocephalen-Skelettstück, das in gleicher Lage im Schultergürtel dieser Ahnenform gelegen haben muss. Für die erste Ansicht versagt die Phylogenie ganz, aber auch in der zweiten Herleitung der einheitlichen Knochenplatte im Salamandrinen-Schultergürtel fehlt jedes Übergangsstadium von *Siren* und *Amphiuma* zu den Salamandrinen.

Die Frage über die entwicklungsgeschichtliche Zusammengehörigkeit der

Knochenzentren der drei obigen Gruppen können wir also nicht genügend beantworten. Beide angegebenen Wege liegen im Bereich der Möglichkeit. Vielleicht kann uns die experimentelle Methode irgendwelche Beweise für den einen oder andern dieser Wege liefern. Tatsache ist, dass wir in der Urodelen-Schultergürtelreihe eine Tendenz zur Ausdehnung des Knorpelknochens feststellen können.

b. Stellung und Verbindung der Schultergürtelhälften.

Bei den Urodelen finden wir nur eine Verbindungsart vertreten, die schon ausführlich beschrieben wurde. Die Frage über die Grösse der Übereinanderlagerung der Coracoide hat FÜRBRINGER (1874) gelöst. Folgende tabellenartige Übersicht stammt von ihm:

1. Zwischenräume zwischen den Coracoiden gross: *Amphiuma.*
2. „ „ „ „ klein: *Proteus.*
3. „ „ „ „ gleich Null: *Menobranchus.*
4. Das rechte Coracoid liegt unter dem linken: bei allen übrigen Urodelen.

Bei *Amphiuma* (Fig. 17), *Proteus* (Fig. 15) und *Menobranchus* überschieben sich die Coracoide also nicht. Von *Proteus* scheint uns dies sehr verständlich, da diese Form als neotenisch aufgeführt wird. Das Resultat von *Amphiuma* überrascht uns schon mehr.

Betrachten wir die Schultergürtelverhältnisse von *Amphiuma* (Fig. 17), so können wir uns des Eindrucks einer beginnenden Reduktion nicht erwehren. Diese Eigenschaft tritt im scapularen Teil klar zutage. Die Suprascapula bildet nur noch ein kleines abortives Knorpelchen am dorsalen Scapularrand. Im ventralen Schultergürtelteil ist die Incisura coracoidea beinahe verschwunden. An ihrer Stelle existiert nur eine seichte Einbuchtung. Procoracoid und Coracoid bilden also eine einheitliche Knorpelmasse, in deren coracoidalem Teil die Knocheninsel liegt. Das Fehlen einer eigentlichen Incisura coracoidea spricht ganz im Sinne einer Reduktion. Beim Vergleich des ventralen Schultergürtelteils von *Amphiuma* mit allen übrigen Schultergürteln der Urodelen lässt sich nur der Schluss auf eine Rückbildung der Knorpelplatte von der Peripherie her ziehen. Die Annahme der Reduktion würde dann auch die Entfernung der Coracoide voneinander deuten. Diese wäre in diesem Fall als sekundäre Erscheinung zu buchen. *Amphiuma* hätte dann einmal zu den arciferen Formen gehört und diesen Zustand sekundär eingebüsst. Mit dem Verlust der Arciferie ist infolge der Funktionslosigkeit auch das Sternum verloren gegangen, denn GOETTE führt *Amphiuma* als sternumlose Form auf. Ob diese Auffassung richtig ist, vermag nur die Ontogenie zu prüfen.

Bei den übrigen Urodelen treten lediglich Schwankungen in der Grösse der Überschiebung auf. Diese hängt von der Stellung und der Ausdehnung des Coracoids und des Procoracoids ab. Diese beiden Faktoren bestimmen auch die Form der Incisura coracoidea. So finden wir bei den niedern Urodelenformen im allgemeinen die tiefern Einschnitte zwischen Coracoid und Procoracoid als bei den höhern. Es ist bei den Urodelen-Schultergürteln eine Tendenz zur Ausfüllung der Incisura coracoidea von der Cavitas glenoidalis aus festzustellen. Eine Parallele werden wir in der Ontogenese des *Salamandra-atra*-Schultergürtels beobachten können.

B. *Betrachtung der drei Entwicklungsmomente in der Anuren-Schultergürtelreihe.*

Die Variationsbreite im Bauplan der Anuren-Schultergürtel ist bedeutend grösser als beim entsprechenden Skeletteil der Urodelen. Trotzdem ist es nicht schwer, einen allgemeinen Stiltypus herauszufinden, auf den alle Schultergürtelformen der Anuren zurückgeführt werden können (Fig. 19). Die grossen Abweichungen vom Typus in den morphologischen Verhältnissen dieses Skeletteils scheinen uns sehr wohl verständlich, wenn man bedenkt, dass durch eine fortschreitende Verknöcherung eine viel grössere Leistungsfähigkeit und Vereinfachung des Schultergürtels möglich ist. So sind mit der Verwirklichung dieser Entwicklungstendenz Schultergürtelteile in Reduktion verfallen (Engystomidæ, Dendrobatidæ). Zweitens sind durch die Verknöcherung der meisten Schultergürtelteile und die damit in Zusammenhang stehenden Reduktionen die Verbindungen der Schultergürtelhälften intimere geworden, da durch die Rückbildung des einen oder andern ventralen Schultergürtelastes die gegenseitige Berührung der Epicoracoide kleiner geworden ist. Endlich sind auch die Stellungen der Schultergürtelteile zueinander durch diese beiden Punkte gegenüber den Urodelen verändert worden.

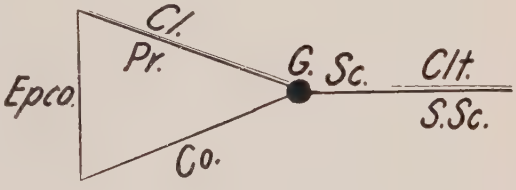


Fig. 19. Schematischer Bauplan des Anuren-Schultergürtels. *Epco.*, Epicoracoid; *Cl.*, Clavicula; *Co.*, Coracoid; *Pr.*, Procoracoid; *Sc.*, Scapula; *S. Sc.*, Suprascapula mit Cleithrum; *G.*, Gelenkhöhle; Clt., Cleithrum.

Die Unterschiede im Lagerungsverhältnis der Epicoracoide zueinander haben von jeher eine Rolle in der Klassifikation der Anuren gespielt. Boulenger (1882) ordnet die Anuren ganz nach diesem Verhältnis. Ich gebe diese Einteilung zur Orientierung der hier zur Besprechung gelangenden Formen wieder:

I. Unterordnung: Phaneroglossa.

Serie A. Firmisternia.

1. Ranidæ: *Rana esculenta* L., *R. natatrix* L., *R. ulcerosa, R. erythræa* Schl., *R. tigrina* Daud., *Chiromantes* Ptrs.
2. Dendrobatidæ: *Dendrobates tinctorius* Schneid., *D. trivittatus* Stix.
3. Engystomidæ: *Phryniscus lævis* Günth., *Ph. cruciger* Günth., *Breviceps gibbosus* Günth., *Cacopus systoma* Günth., *Rhombophryne testudo* Bœttg., *Microhyla achatina* Günth., *Callula baleata* Günth., *Hemisus sudanense* Bœttg.
4. Dyscophidæ: *Dyscophus antangilii* Grandid., *Cophyla phyllodactyla* Bœttg.

Serie B. Arcifera.

5. Cystignathidæ: *Leptodactylus pentadactylus* L.
6. Bufonidæ: *Bufo guttatus* Schneid., *B. formosus* Blgr., *B. biporcatus* Graw.
7. Hylidæ: *Hyla adelaidensis* Gray, *H. infrafrenata* Gthr., *Phyllomedusa bicolor* Bodd.
8. Pelobatidæ: *Pelobates fuscus* Laur.
9. Discoglossidæ: *Bombinator pachypus* Bp., *B. igneus* Laur., *Discoglossus pictus* Otth.

II. Unterordnung: Aglossa.

10. Dactylethra: *Xenopus lævis* Daud.
11. Pipidæ: *Pipa americana* Laur.

Die mediane Verbindung der Schultergürtelhälften steht mit der Stellung der ventralen Äste in funktioneller Beziehung, und diese bewirkt ihrerseits die grössere oder kleinere cranio-caudale Ausdehnung des Schultergürtels in der Medianen. So finden wir im Schultergürtel der Aglossa eine sehr steile Stellung der beiden ventralen Äste zueinander. Bei *Pipa* (Fig. 20) schliessen sie einen Winkel von beinahe 90 Grad ein, während sie sich bei *Xenopus* schon mehr der Medianen zuneigen. Die cranio-caudale Ausdehnung des Schultergürtels ist infolgedessen gross und die Verbindung der Epicoracoide in der Medianen locker. Diese lagern sich nach den Autoren bis auf DE VILLIERS (1922) nebeneinander. Diese Verbindungsart wurde allgemein als Übergang von der arciferen Stellung der Epicoracoide der Arcifera zu der firmisternen der Raniden betrachtet. DE VILLIERS (1922) hat aber nach-

gewiesen, dass die obige Auffassung der Wirklichkeit nicht entspreche. Die medianen Knorpel überdecken sich im caudalen Teil, während sie sich im cranialen nebeneinader lagern (Fig. 21). Diese Beobachtung machte DE VILLIERS an *Xenopus*. *Pipa* wurde auf diesen Zustand hin nie untersucht; mir

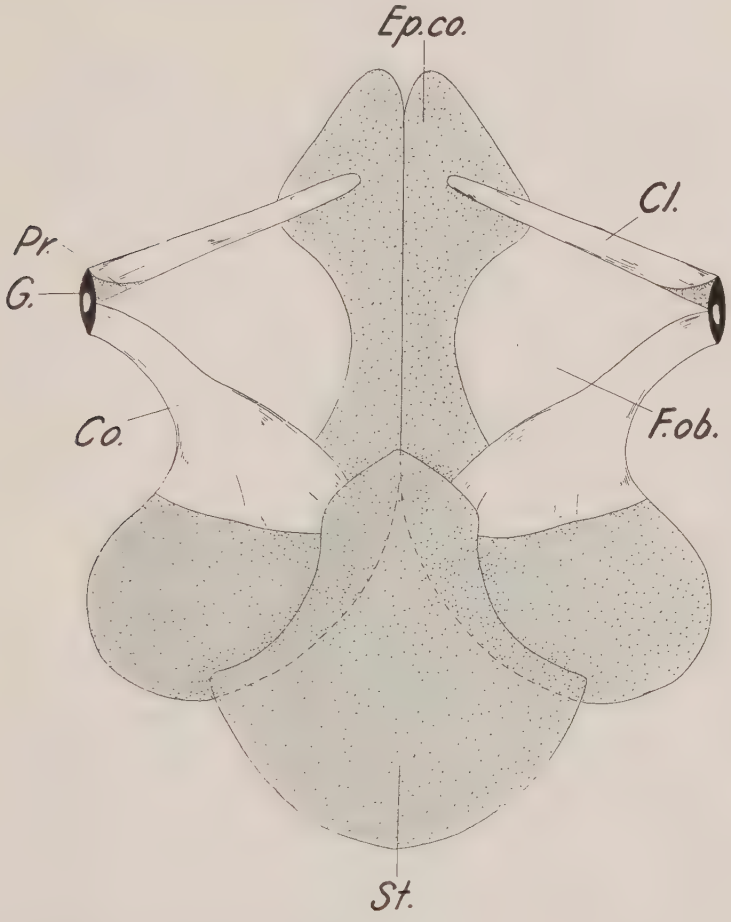


Fig. 20. Schultergürtel von *Pipa americana* Laur. (Ventralseite) n. GEGENBAUR (1865). *Co.*, Coracoid; *Cl.*, Clavicula; *Ep. co.*, Epicoracoid; *F. ob.*, Foramen obturatorium; *Pr.*, Procoracoid; *St.*, Sternum; *G.*, Gelenkhöhle.

scheint aber, dass diese Form aus den Sternalverhältnissen zu schliessen eine ebensolche Epicoracoidenlagerung im caudalen Teil des Schultergürtels aufweisen müsse (Fig. 20). Das Sternum nimmt im cranialen Teil die medianen Verbindungsknorpel zwischen zwei Lamellen auf. Diesem Zustand können wir aber keine Funktion beimessen, wenn die Epicoracoide im caudalen Teil nebeneinander gelagert sind, wohl aber, wenn sie sich überdecken wie bei *Xenopus*. Trotz dieser Lagerungsweise der Epicoracoide ist die mediane Verbindung locker. Diese Tatsache hat es notwendig gemacht, dass die medianen

Verbindungsknorpel zu mächtigen Platten entwickelt wurden, die in die stark-gespreizten medialen Enden der ventralen Schultergürteläste übergehen. Die mangelnde Festigkeit des Schultergürtels wird durch die grosse Ausdehnung des Knorpels einigermassen ersetzt.

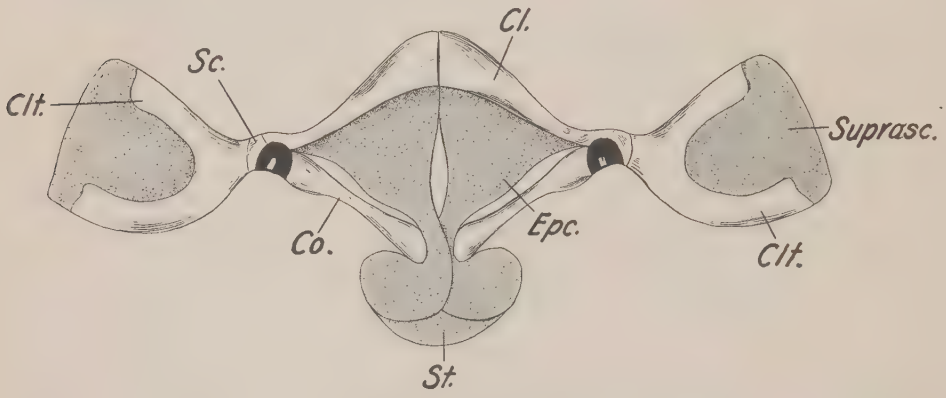


Fig. 21. Schultergürtel von *Xenopus* (Ventralseite) n. DE VILLIERS (1922). Figurenerklärung siehe Fig. 19 u. 20.

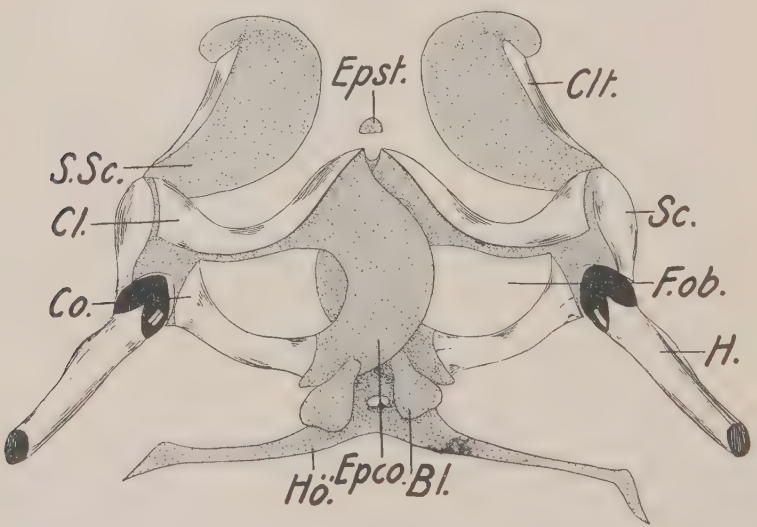


Fig. 22. Schultergürtel von *Bombinator pachypus* Bp. (Ventralseite) n. BRAUS (1919). *Epst.*, Episternum; *Clt.*, Cleithrum; *H.*, Humerus; *Hö.*, Hörner; *B.*, Blättchen. Übrige Bezeichnung siehe Fig. 20.

Unter den Arciferen ist die primitivste Einrichtung in der Verbindung der medianen-zonalen Knorpelelemente bei den Discoglossiden zu finden. Die Verbindung geschieht durch eine fibröse Membran, die wohl zu vergleichen ist mit der Membrana sterno-coracoidea der Urodelen. Diese Eigenschaft teilen alle Arciferen mit ihnen. Was ihnen aber eigen ist, dürfte die Überschiebung der Epicoracoide auf grosser Fläche sein. Dieser auf tiefer Stufe

stehende Befestigungsgrad der Schultergürtelhälften wird hier auf dem Wege der grossen Reibung erlangt (Fig. 22). Auf diese zweifellos festere Verbindung als bei den Aglossa dürfen wir auch die kleinere cranio-caudale Ausdehnung des ventralen Schultergürtelteils zurückführen. Wir können aber immerhin noch eine starke gegenseitige Neigung der ventralen Schultergürteläste konstatieren.

Die Ausdehnung des epicoracoidalen Knorpels nimmt in der Reihe der Arciferen dann ab und damit auch die starke arcifere Stellung der Epicoracoide (Hylidæ, Bufonidæ). Diese Abnahme der Überschiebung der medianen Knorpelplatten ruft naturgemäss eine Schwächung der Verbindung der Schultergürtelhälften hervor. Diese gegenseitige Lockerung der Epicora-

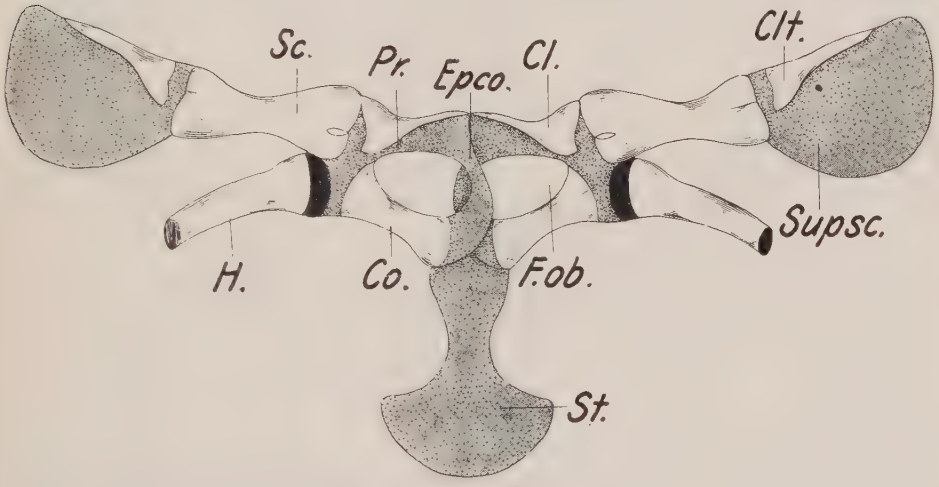


Fig. 23. Schultergürtel von *Bufo biporcatus* Graw (Ventralseite) n. Braus (1919). Figurenerklärung siehe Fig. 20 und 22.

coide wird durch eine mechanische Vorrichtung ausgeglichen, die wir mit Wahrscheinlichkeit bei einem grossen Teil der Arcifera antreffen. Die Epicoracoide werden miteinander verhakt (Braus). Sie decken einander im cranialen und caudalen Teil im entgegengesetzten Sinne (Fig. 23). Die ventralen Schultergürteläste zeigen bei den Arcifera fast durchweg dieselbe Winkelstellung zueinander. Eine Tendenz zur Verkleinerung des grossen lateralen Winkels des Foramen obturatoriums ist immerhin erkennbar (*Bombinator, Bufo*).

Die Firmisternen haben nach Braus (1919) einen andern Entwicklungsweg eingeschlagen als die Arcifera, wie aus dem oben wiedergegebenen Schema hervorgeht. Dieser Weg ist variationenreicher. Es scheint, als ob auch hier wieder zwei Richtungen sich geschieden hätten:

1. Der eine Weg führt von den Aglossa zu den Ranidæ. Alle Schultergürtelteile sind vorhanden (Ranidæ).

2. Die andere Richtung hat die Reduktion des einen oder andern Skelettelements des ventralen Schultergürtelteils als Ziel. Diese Richtung wird durch die Familie der Engystomiden vertreten.

Im Gegensatz zu den Arcifera treffen wir eine nahezu parallele Stellung der ventralen Schultergürteläste bei den Firmisternia (Fig. 24 u. 25). Die

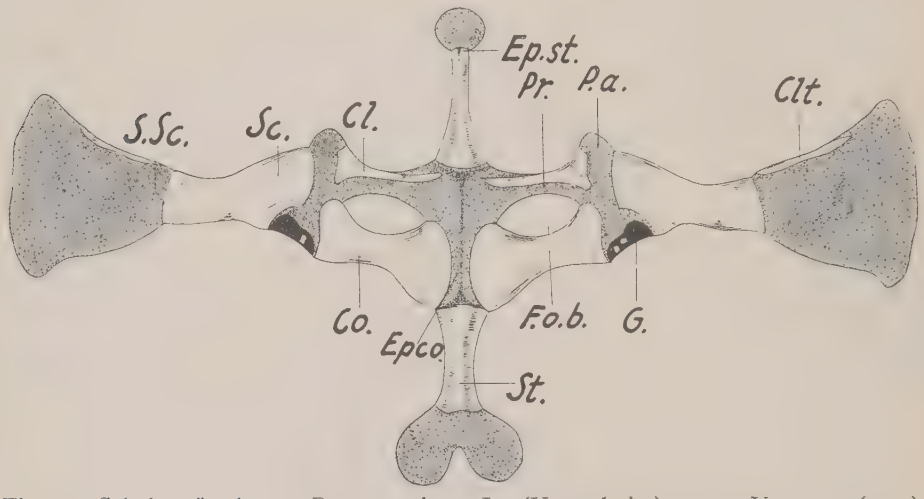


Fig. 24. Schultergürtel von *Rana esculenta* L. (Ventralseite) n. DE VILLIERS (1922). *P. a.*, Processus acromialis. Übrige Figurenerklärung siehe Fig. 20 und 22.

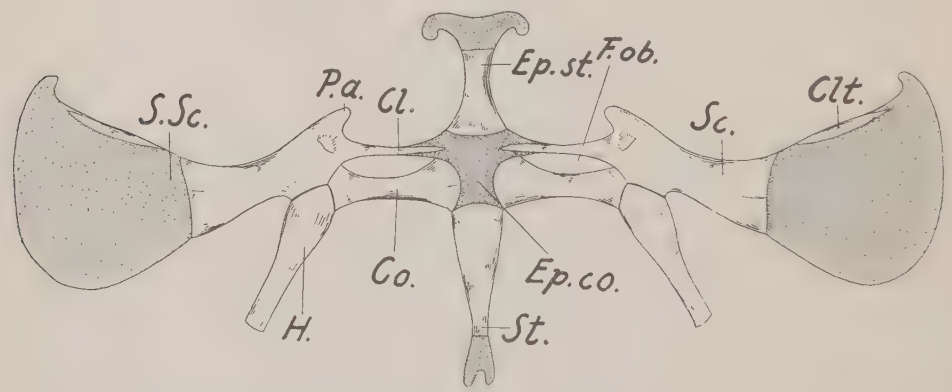


Fig. 25. Schultergürtel von *Rana natatrix* (Dorsalseite) n. BRAUS (1919). Figurenerklärung siehe Fig. 20, 22 und 24.

Folge dieser Lagerung der coracoidalen Äste liegt in der festen medianen Verbindung der Epicoracoide. Der mediane Knorpel kann durch eine Naht im ausgewachsenen Zustand die frühere Paarigkeit anzeigen (bei vielen Ranidæ), oder wir finden in der Medianen eine einheitliche Knorpelmasse (Dendrobatidæ und einige Ranidæ) (BRAUS). Mit dieser festen Verbindung in der Medianen hat der Firmisternia-Schultergürtel eine beträchtlich höhere Stabilität erreicht, als dies bei den Arcifera der Fall ist. Ebenso dürfte der

höhere Festigkeits- und Elastizitätsgrad durch die vermehrte Verknöcherung der Knorpelteile des Schultergürtels erreicht werden. Bei der grossen Leistungsfähigkeit des Knochens ist es leicht verständlich, dass Reduktionen des einen oder andern Elements des ventralen Schultergürtelteils stattfinden können, ohne die Druckfestigkeit des Schultergürtels unter ein bestimmtes Mass zu reduzieren. Drei Wege der Reduktion sind beschritten worden:

1. die Reduktion des Procoracoids;
2. „ „ „ Epicoracoids;
3. „ „ „ prä- und metazonalen Elements.

Das Procoracoid hat die grösste Reduktion in der Familie der Engystomidæ erfahren. *Callula baleata, Engystoma, Microhyla, Xenobatrachus, Phrynomantis* und *Glyphoglossus* weisen nach BOULENGER (1882) kein Pro-

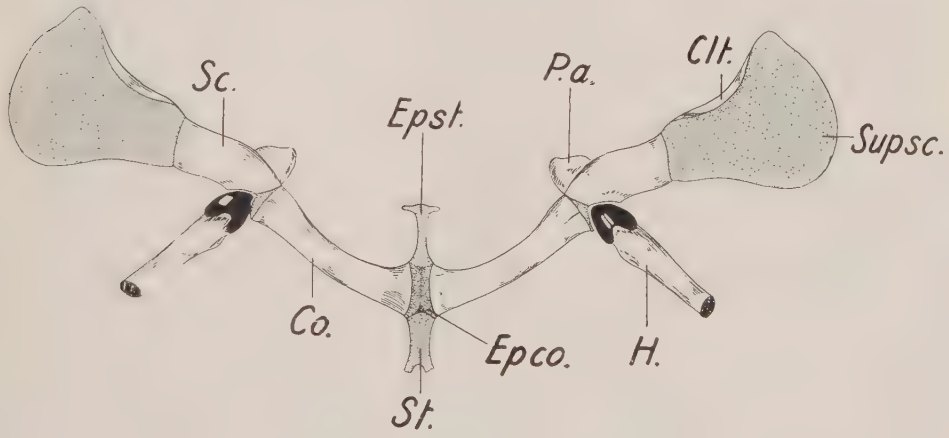


Fig. 26. Schultergürtel von *Microhyla achatina* (Dorsalseite) n. BRAUS (1919). Figurenerklärung siehe Fig. 20 und 22.

coracoid mehr auf. BRAUS (1919) stellt bei *Microhyla* (Fig. 26) und *Callula* sicher Reste davon fest. Es ist nach der Untersuchung von BRAUS also keineswegs sichergestellt, ob alle die von BOULENGER aufgeführten Formen das Procoracoid ganz eingebüsst haben. Auf welchem Weg die Reduktion des cranio-ventralen Astes vor sich ging, ist ganz unaufgeklärt. Vielleicht gibt uns das Verhalten des Procoracoids von *Rhombophryne testudo* (Fig. 27) darüber Aufschluss. Der medio-craniale Ast ist bei dieser Form zu einem Ligament reduziert. Dieses inseriert mit breiter Basis am acromialen Teil des Paraglenoidalknorpels. Gegen die Mitte verdünnt es sich, um wieder mit breiterer Fläche cranial vom Coracoid am Epicoracoid sich anzusetzen. Der ligamentöse Zustand des Procoracoids entzieht ihm jede Stützfunktion. Mit der Funktionslosigkeit des Procoracoids ist der procoracoidale Teil des Epicoracoids bis auf die schmale Insertionsfläche des Procoracoidligaments verschwunden. Diese Tatsache lässt sich bei allen Formen mit reduziertem oder

verschwundenem cranio-ventralem Ast konstatieren. Je nach dem Grad der Reduktion des Procoracoids erscheint das präzonale Skelettelement nur noch als Rudiment (Fig. 27) oder es ist ganz verschwunden (Fig. 26). Durch diese

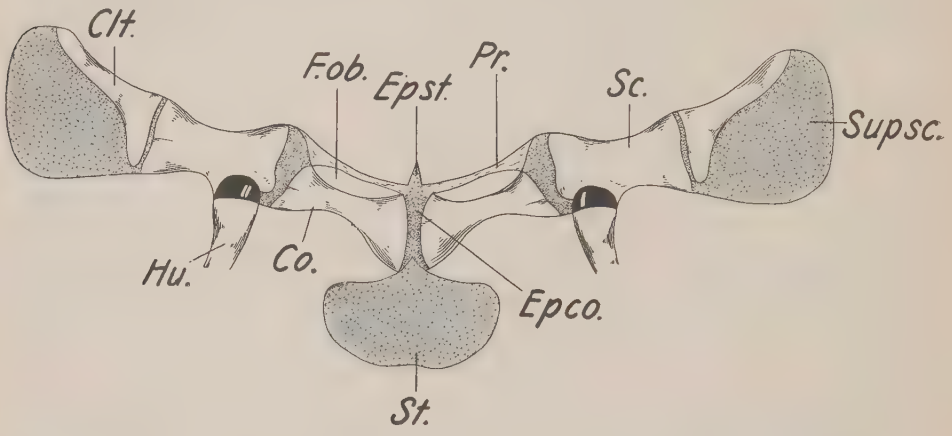


Fig. 27. Schultergürtel von *Rhombophryne testudo* (Dorsalseite) n. BRAUS (1919). Figurenerklärung siehe Fig. 20, 22 und 24.

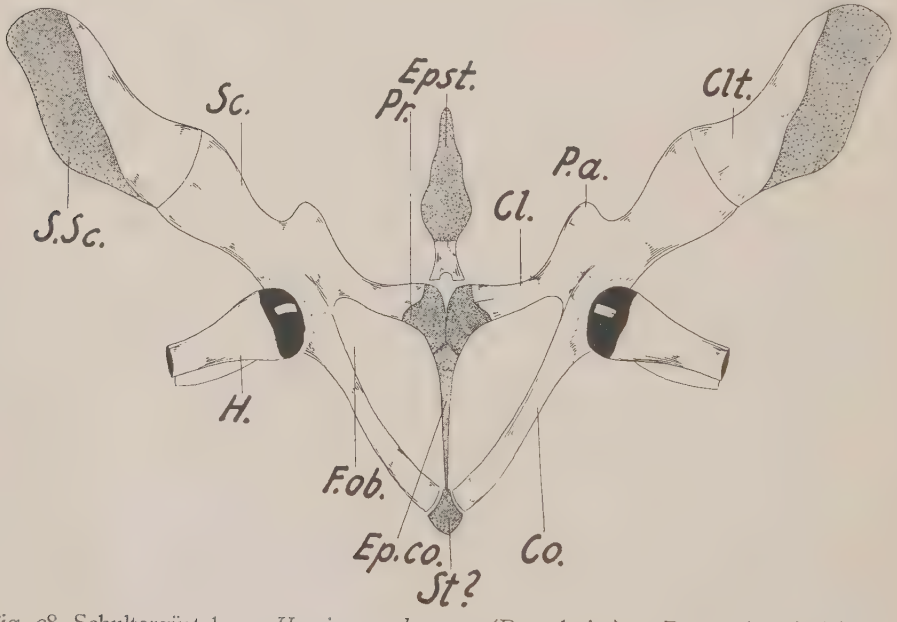


Fig. 28. Schultergürtel von *Hemisus sudanense* (Dorsalseite) n. BRAUS (1919). Figurenerklärung siehe Fig. 20, 22 und 24.

Reduktion wird selbstredend das Coracoid stark beansprucht, es bleibt als einzige Stütze des ventralen Schultergürtelteils zurück. Infolgedessen ist es begreiflich, dass der mediane Verbindungsknorpel auf die kleinst mögliche Fläche verkümmerte. Um seiner Aufgabe aber doch gewachsen zu sein, sind die beiden Hälften, aus denen er zusammengesetzt wird, fest zusammengefügt

worden, so dass keine Spur der ehemaligen Paarigkeit zu sehen ist (Fig. 27). Die Reduktion schreitet also bei den oben genannten Formen in craniocaudaler Richtung fort. Bei *Hemisus sudanense* findet sie in umgekehrter Richtung statt. Das Sternum und das Epicoracoid sind stark rückgebildet; die Rückbildungen haben am caudalen Ende begonnen. Es fragt sich, ob durch das Dünner- und Längerwerden der Coracoide nicht auch schon der Reduktionsvorgang seine zerstörende Arbeit geleistet hat (Fig. 28).

Der grösste Festigkeitsgrad in der Verbindung der Schultergürtelhälften ist zweifellos bei *Dendrobates tinctorius* erreicht (Fig. 29). Alle Teile des Zonoskeletts sind vorhanden. Die Scapula bildet mit den ventralen Schulter-

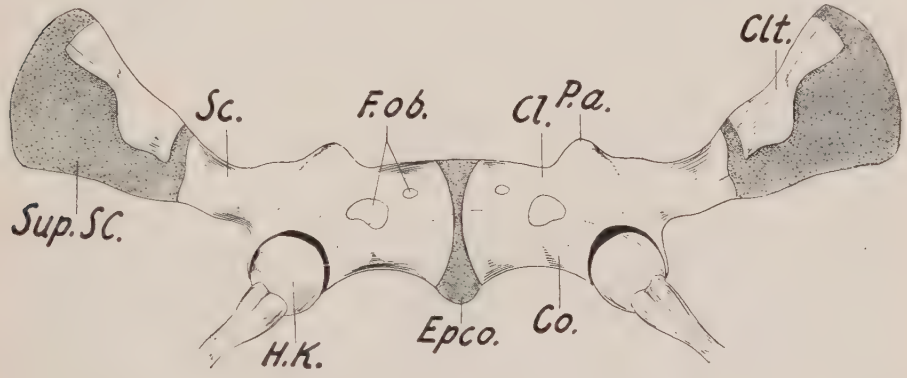


Fig. 29. Schultergürtel von *Dendrobates tinctorius* (Ventralseite) n. Braus (1919). Figurenerklärung siehe Fig. 20 und 22. .

gürtelästen eine Knochenmasse. Die Verknöcherung ist sogar in den Bereich des Foramen obturatorium vorgedrungen und hat dieses auf kleine Bezirke eingeschränkt. An Stelle des jederseits einheitlichen Foramens bei den übrigen Anuren sind nur noch zwei kleine Überreste geblieben. In der Medianen werden die Knochenplatten der Schultergürtelhälften durch einen schmalen Knorpelstreifen unterbrochen. Die Herkunft dieser epicoracoidalen Überreste ist nicht mehr sichtbar. Es ist keine Knorpelhaft in der Medianen zu sehen, die auf die paarige Anlage dieses Streifens hindeuten könnte.

Bei *Dendrobates tinctorius* ist ein Ziel in der Entwicklung des Amphibien-Schultergürtels erreicht. Die Verknöcherung, die von der Scapula aus auf den Paraglenoidalknorpel übergriff (Fig. 27) und diesen allmählich in ihren Bereich zog (Fig. 26) hat bei dieser Spezies vom ganzen Procoracoid und eines Teils des Epicoracoids Besitz ergriffen (Fig. 29).

5. DIE PHYLOGENETISCHE ENTWICKLUNG UND DIE BEDEUTUNG DES STERNUMS BEI DEN AMPHIBIEN.

Das Sternum kann als eigentlicher Gradmesser für die Stufe der Entwicklung des Amphibien-Schultergürtels angesehen werden. Alle Faktoren, die die einzelnen Teile des Brustschulterapparates formen helfen, sind auch form- und strukturbestimmend für das Sternum. Es ist das phylogenetisch wichtigste Organ des Amphibien-Brustschulterapparates und deshalb hat es wohl die häufigste Bearbeitung gefunden.

Die Ansichten über die Herkunft dieses metazonalen Skelettelements geben uns gleichzeitig auch die Beziehungen an, die es zu den Skelettsystemen der Umgebung einnimmt. Diese Ansichten sind:

1. Das Sternum ist zonalen Ursprungs.
2. Es stammt von Rippen ab.
3. Es entsteht autochthon.

Der zonale Ursprung deutet auf die Beziehungen des Sternums zu den Coracoiden (Urodelen) resp. zu den Epicoracoiden (Anuren) hin. Mit Ausnahme von *Bombinator* (DE VILLIERS) ist dieses Verhältnis erst sekundär entstanden. Die costale Herkunft kann nicht mehr nachgewiesen werden, scheint aber phylogenetisch sehr wahrscheinlich zu sein. Die dritte Ansicht birgt den kleinsten Wahrscheinlichkeitswert in sich. Sie hat infolgedessen nur wenige Anhänger.

Das Verhältnis des Sternums zu den ventralen, caudalen Schultergürtelästen hat zwei Formen des Amphibiensternums in Erscheinung gerufen:

1. Das metazonale Skelettelement ist im hintern Teil einheitlich, im vordern dagegen in zwei Lamellen gespalten zur Aufnahme der Coracoide resp. der Epicoracoide (Urodela, Arcifera und Aglossa [*Xenopus*]).
2. Das Sternum ist als einheitliche Platte dem Epicoracoid angefügt (Firmisternia).

Der erste Zustand des Sternums ist zweifellos primär, während der zweite aus dem ersten hervorgegangen ist. Nach BOLKAY (1915/16) weist das Sternum der Firmisternia in der Ontogenie den arciferen Zustand noch auf.

Die phylogenetische Bedeutung des metazonalen Skelettelements der Amphibien für die Beurteilung des Sternums der Wirbeltiere überhaupt liegt in der Tatsache begründet, dass es in der Urodelengruppe zum ersten Male als selbständiges Skelettelement auftritt. Hier können wir auch die Anfänge feststellen.

A. *Das Urodelensternum.*

Als sternumlose Formen unter den Urodelen werden *Proteus* und *Amphiuma* aufgeführt. Bei der zweiten Form wurde die Möglichkeit einer sekundären Erwerbung dieses Zustandes erwogen. Die ersten Anfänge des Urodelensternums haben wir nach GEGENBAUR (1865), HOFFMANN (1873/78) und WIEDERSHEIM (1892) in den Knorpelstreifen hinter dem Schultergürtel in den Inscriptiones tendineæ bei *Menobranchus* (Fig. 18) zu suchen. Es ist kein eigentliches Sternalelement, wie es die andern Urodelen aufweisen. Deshalb bezeichnet HYRTL diese Form wahrscheinlich als sternumlos. WIEDERSHEIM (1892) sah solche Knorpelstreifen unter fünf Exemplaren bei einem in der Vierzahl, von denen der zweithinterste die grösste Ausdehnung annahm. Diese myocommatösen Verknorpelungen sind in dieser Art sonst bei keinem Urodel gefunden worden.

Das Sternum von *Cryptobranchus alleghaniensis* Daud. lässt die typischen Teile des Urodelensternums schon erkennen. Wohl sind die Taschen noch wenig tief und können für die Führung der Coracoide nicht verantwortlich gemacht werden. GOETTE (1877) beschreibt dieses Sternum folgendermassen: „Es ist eine Knorpelplatte mit wulstigem Ansatze der Membran, aber unregelmässig gestaltet und durchbrochen. Von der Seite gehen von den Falzen Schenkel in die Inscriptiones tendineæ ab. Dahinter befinden sich ein Paar Knorpelstreifen (in den folgenden Inscriptiones). Dieses System kann verschmelzen." STANNIUS (1856) beobachtete ebenfalls zwei Paar kurze, cartilaginöse Seitenfortsätze von der Sternalplatte aus in die Ligamenta intermusculares. Dieses Verhalten zeigt einige Anklänge an das sternale Knorpelsystem bei Menobranchus.

Das metazonale Skelettelement von *Megalobatrachus* ähnelt dem von *Cryptobranchus*. HOFFMANN schreibt darüber: „Das Sternum wird mit den Coracoiden nur durch eine bindegewebige Membran verbunden, die sich auf das Sternum fortsetzt. Wohl zeigt das Sternum wie bei Salamandern eine Spalte, aber diese Spalte reicht nicht tief genug, um die Coracoide aufzunehmen. Die seichten spaltförmigen Taschen werden durch eine bindegewebige Masse ausgefüllt." Diese Eigenschaft teilt das Sternum von *Megalobatrachus* mit dem entsprechenden Skeletteil von *Cryptobranchus*, während seine Beziehungen zu den Coracoiden bei *Cryptobranchus* intimere sind.

Die übrigen Urodelen weisen ein Sternum auf, wie ich es von den Salamandrinen schon beschrieben habe.

Wir können also in der Ausbildung des Urodelensternums vier Stufen feststellen:

1. Das Sternum fehlt (*Amphiuma, Proteus*).
2. Es wird dargestellt durch vier myocommatöse Knorpelstreifen in den Inscriptiones tendineæ der Schultergürtelgegend (*Menobranchus*).

3. Die einheitliche, caudale Knorpelplatte des Sternums ist vorhanden, während die Taschen nur als seichte Rinnen angedeutet und nicht funktionsfähig sind. Sie werden von bindegewebiger Masse ausgefüllt (*Cryptobranchus* und *Megalobatrachus*).
4. Das Sternum ist komplett ausgebildet wie bei *Salamandra atra* und besteht aus:
   a) der einheitlichen, caudalen Knorpelplatte,
   b) den Taschen, gebildet aus den Knorpellamellen, die die Coracoidränder in sich aufnehmen und aus der die Taschen im cranialen Teil trennenden Membran.

Vergleichen wir nun die beiden Übersichten über die Zustände der Coracoide und der Sterna miteinander, so sehen wir, dass dieselben Formen, bei denen die Coracoide sich in der Medianen nicht kreuzen, entweder gar kein oder kein eigentliches Urodelensternum besitzen. Daraus dürfen wir schliessen, dass die Form des Sternums bis zu einem gewissen Grad durch die Lagerung der ventralen Schultergürtelteile bedingt ist. De Villiers (1922) hat diese Vermutung schon ausgesprochen. Das Verhalten der entsprechenden Teile bei den Urodelen liefert einen vortrefflichen Beweis für die Richtigkeit dieser Vermutung.

B. *Die prä- und metazonalen Elemente der Anuren.*

Über das Episternum und das Sternum der Anuren ist schon so viel geschrieben worden, dass ich hier nur eine kurze Übersicht zu geben brauche.

Das Episternum ist das phylogenetisch jüngste Organ des Amphibien-Schultergürtels. In der Gruppe der Urodelen ist es noch nicht vorhanden. Es tritt uns erstmals in der Familie der Discoglossiden als kleines, dreieckiges Knorpelchen entgegen. Als konstant auftretendes Skelettelement begegnet es uns erst bei den Firmisternia, wo es seine höhere Organisationsstufe auch in struktureller Beziehung anzeigt. Der caudale Teil ist auf dem Wege der peri- und enchondralen Verknöcherung in einen Knochenstiel umgewandelt worden, während es bei den Arcifera mit Ausnahme von *Leptodactylus* den knorpeligen Zustand bewahrt.

Der Ausbildungsgrad des Sternums ist von der Verbindung mit den medianen-zonalen Knorpelelementen abhängig. Bei den Aglossa (*Pipa?*) und den Arcifera nimmt es die Epicoracoide in Taschen auf. Diese sind bei den Formen mit grösster Übereinanderlagerung der Epicoracoide am tiefsten, also bei den Discoglossiden. Sie nehmen in der Folge rasch ab. Bei den Hylidæ, Bufonidæ und den Cystignathidæ können die Taschen nur noch mit Schwierigkeit festgestellt werden. Dieses sind aber dieselben Formen, die infolge der Abnahme der Epicoracoidenbreite eine mechanische Vorrichtung zur Befestigung der Schultergürtelhälften besitzen. Bei den Firmisternia wird das Ster-

num als einheitliche Platte angelegt, die Taschen werden nicht mehr ausgebildet. Die Struktur des Sternums entspricht der Organisationshöhe der verschiedenen Formen. Bei den Aglossa und beim grössten Teil der Arcifera ist es knorpelig. *Leptodactylus pentadactylus* und die Firmisternia besitzen ein teils knorpeliges, teils knöchernes Sternum. Das Sternum der Firmisternia weist in seiner Entwicklung genau die gleichen strukturellen Stufen auf, wie sie uns in den Anfängen dieses Skeletteils bei *Menobranchus* bis zum Entwicklungszustand der Ranidæ entgegentreten.

6. ZUSAMMENFASSUNG DES ANATOMISCHEN TEILS.

1. Der Urodelen-Schultergürtel besteht aus der Scapula, dem Coracoid und dem Procoracoid, die miteinander in der glenoidalen Region durch eine einheitliche Knochenplatte verbunden sind.
2. Ein Epicoracoid, wie die Anuren es besitzen, entbehren die Urodelen, mit Ausnahme von Fällen bei *Siren lacertina* L. und *Cryptobranchus alleghaniensis* Daud., wo eine entsprechende Spange beobachtet wurde.
3. Die gegenseitige Lagerung der Coracoide bei den Salamandrinen ist unkonstant. Während bei *Molge alpestris* Laur. die normale Lagerung der Coracoide (das rechte Coracoid überlagert das linke ventralwärts) stark überwiegt, ist bei *Salamandra atra* Laur. und *Salamandra maculosa* Laur. eine grosse Schwankung in der Lagerung der Coracoide zu erkennen. Diese Erscheinung hat ihre Ursache in der intra-uterinen Entwicklung der Larven dieser Spezies.
4. Das Sternum, das im hintern Teil eine einheitliche Knorpelplatte bildet und sich vorn in zwei Lamellen spaltet, steht mit den Coracoiden durch die Membrana sterno-coracoidea in Verbindung. Es hat eine übermässige Verschiebung der Coracoide gegeneinander zu verhüten.
5. Der phylogenetischen Entwicklung des Amphibien-Schultergürtels liegen hauptsächlich drei Entwicklungsmomente zugrunde:
   a) die Ausdehnung des Knochens und Einschränkung des Knorpels;
   b) die Stellung der Schultergürtelteile zueinander;
   c) die Verbindungsarten und -grade der Schultergürtelhälften in der Medianen.

   Bei den Anuren treten diese drei Entwicklungsmomente in augenfälligerer Weise zutage als bei den Urodelen, wo sie sich auf einem latenten Anfangsstadium befinden. Wir können in bezug auf diese Entwicklungsrichtungen folgende Reihen aufstellen:

   a) Bezüglich der fortschreitenden Knorpeleinschränkung und Knochenausdehnung:

   U r o d e l e n:

   Proteus: Nur die Scapula ist verknöchert.

Megalobatrachus: Die Verknöcherung der Scapula greift auf den ventralen Schultergürtelteil über.

Amphiuma: Zu dem ebengenannten Knochenkern in der Scapula tritt ein zweiter im Coracoid, der mit dem ersten in keinem Zusammenhang steht.

Salamandrinen:

Ein dritter Knochenkern tritt im Procoracoid auf. Alle drei verschmelzen miteinander zur einheitlichen Knochenplatte in der glenoidalen Region.

Anuren:

Die Knochensubstanz nimmt in folgender Reihe zu: Aglossa, Arcifera, Engystomidæ, Ranidæ und Dendrobatidæ.

β) Bezüglich der Stellung der ventralen Äste zueinander:

Urodelen:

In dieser Amphibiengruppe können wir keine grossen Abweichungen vom Typus in der Stellung dieser beiden Äste feststellen (Fig. 1).

Anuren:

Aglossa: Die Stellung der ventralen Äste bildet einen Winkel von nahezu 90 Grad.

Arcifera: Die Äste nähern sich nach und nach in folgender Reihenfolge der Parallelen: Discoglossidæ, Hylidæ und Bufonidæ, wo sie schon eine den Firmisternen ähnliche Stellung einnehmen.

Engystomidæ: Das primitivste Glied dieser Familie, *Phryniscus,* zeigt noch sehr ähnliche Verhältnisse wie die eben beschriebenen Formen der Arcifera, während die höhern Formen Reduktionen in dieser Schultergürtelregion aufweisen.

Ranidæ: Stellung der ventralen Äste ziemlich parallel und einander sehr genähert.

Dendrobatidæ: Diese Skeletteile sind im Begriff miteinander zu verschmelzen.

γ) Bezüglich der Verbindung der Schultergürtelhälften:

Urodelen:

Da die Coracoide sich nicht überschieben, findet keine Verbindung der Schultergürtelhälften bei *Proteus, Amphiuma* (diese Form kann durch Reduktion zu diesem Zustand gelangt sein) und *Menobranchus* statt.

Bei den übrigen Formen überschieben sich die Coracoide in der Medianen, die Verbindung ist aber lose.

Anuren:

Aglossa: Die Epicoracoide lagern sich im cranialen Teil nebeneinander und im caudalen kreuzen sie sich. Dieser Zustand ist bei *Xenopus*

zu finden, während bei *Pipa* eine Neuuntersuchung auf diesen Punkt hin notwendig ist.

Arcifera: Bei *Discoglossidæ* findet eine maximale Überschiebung der Epicoracoide statt; diese sind infolgedessen breit. In der aufsteigenden Reihe (Hylidæ bis Bufonidæ) findet eine Abnahme der Epicoracoidenbreite statt. Die dadurch hervorgerufene schwächere Verbindung der Schultergürtelhälften wird durch deren gegenseitige Verhakung in der Medianen wettgemacht.

Firmisternia: Die Epicoracoide verwachsen miteinander in der Medianen, ohne sich zu überschieben. Die Verwachsungsnaht ist bei vielen Ranidæ und Engystomidæ noch zu sehen, während bei andern keine Spur mehr vorhanden ist. *Dendrobates tinctorius* besitzt nur noch eine schmale Knorpelhaft zur Verbindung der beiden Knochenmassen, die keine Andeutung ihrer paarigen Anlage mehr aufweist.

6. Die Struktur des Sternums weist dieselben Entwicklungsstufen auf wie der Schultergürtel. Es ist knorpelig bei Urodela, Aglossa und Arcifera mit Ausnahme der Cystignathidæ, wo es dieselbe strukturelle Zusammensetzung aufweist wie bei den Ranidæ.

7. Das Sternum fehlt bei *Proteus* und *Amphiuma*. Bei *Menobranchus* ist es durch Knorpelstreifen in der Schultergürtelregion vertreten. *Megalobatrachus* und *Cryptobranchus* besitzen eine einheitliche Sternalplatte mit seichten Taschen, die aber mit Bindegewebe ausgefüllt sind. Die Salamandrinen weisen ein komplettes Sternum auf. Die Taschen sind tief. Diesen Zustand finden wir auch bei den Discoglossidæ. Die Taschen werden dann in der Folge kleiner. Bei den höhern Arcifera sind sie mit Mühe festzustellen. Die Firmisternen haben sie endlich ganz verloren.

Über die morphologischen Verhältnisse des metazonalen Skelettelements verweise ich auf die Tabelle von Braus (1919).

7. DIE AGLOSSA ALS ÜBERGANGSFORMEN VON DEN URODELEN ZU DEN ANUREN.

Zur Beantwortung der Frage über die Stellung des Urodelen-Schultergürtels zu dem der Anuren können uns die obigen Ausführungen sehr dienlich sein. Darüber wurde nie gestritten, dass der Urodelen-Schultergürtel eine primitivere Form als das Anuren-Zonoskelett darstelle. Trotzdem wurden diese beiden Typen nie miteinander in engere phylogenetische Beziehung gebracht, so dass man von einem zum andern Übergangsformen aufzustellen trachtete. Wohl sind in der Deutung der einzelnen Schultergürtelteile der beiden Gruppen nie grosse Differenzen gewesen. Den Grund dazu haben wir in der Art und Weise des Vergleichs zu suchen. Die Verhältnisse des Anuren-

Schultergürtels wurden auf die des entsprechenden Skeletteils der Urodelen übertragen. So konnten selbstredend keine grossen Differenzen herauskommen, da diese sich in den heftigen Diskussionen über die Entwicklung und die anatomischen Verhältnisse des Anuren-Schultergürtels zum Teil aufhoben. Diese Betrachtungsweise hat es mit sich gebracht, dass der Urodelen-Schultergürtel bis heute eine ganz untergeordnete Rolle in den Ausführungen über die Reihe der Amphibien-Schultergürtel spielte. Immerhin gibt es Ausnahmen von der allgemein anerkannten Deutung des Urodelen-Schultergürtels. Diese Ansichten fundieren in erster Linie auf topographischen Verhältnissen der einzelnen Schultergürtelteile. Ich möchte besonders einen Autor hervorheben. Eisler (1895) deutet die anatomischen Verhältnisse des Urodelen-Schultergürtels auf eine nicht ohne weiteres von der Hand zu weisende Art. Seine abweichende Auffassung betrifft das Procoracoid. Dieses besitzt bei den Anuren bekanntlich eine Lage, die je nach der Organisationshöhe eine stärkere oder schwächere Neigung gegen die Mediane zu aufweist. Bei den Ranidæ tritt sie konstant als senkrecht zur Medianfläche verlaufende Spange auf. Der Procoracoidlappen der Urodelen ist von seiner coracoidalen Basis aus cranialwärts gerichtet und an der dorso-ventralen Grenze gelegen. Auf diese Lage hat Eisler seine Deutung gegründet. Er vergleicht diesen cranialen Fortsatz mit dem Acromion der Anuren. Dafür sprechen die vorherrschenden Lagerungsverhältnisse gewiss. Was aber diese Auffassung auf grundlosen Boden stellt, ist die Beziehung seines Acromions (Procoracoid) zur Membrana obturatoria. Nach Eisler ist diese Membran nicht mit der entsprechenden der Anuren zu vergleichen. Er findet bei diesen eine Membran vor dem Procoracoid, die vom Acromion zu dem präzonalen Element verläuft. In dieser liege das Homologon zu der Membrana obturatoria der Urodelen. Eine solche Membran ist bisher von keinem Autor festgestellt worden und bedarf also noch der Prüfung. Es ist aus der Arbeit von Eisler nicht zu ersehen, ob ihm die von Goette und Wiedersheim erwähnten Fälle bekannt sind, wo bei *Cryptobranchus* und *Siren* eine Knorpelspange in der Membrana obturatoria der Urodelen gefunden wurde, die das Procoracoid und das Coracoid miteinander verbindet. Jedenfalls entbehrt die präzonale Membran der Anuren einer solchen. Jene Knorpelspange kann aber nur verglichen werden mit dem Epicoracoid der Anuren. Steht dies fest, so kann auch an der Membrana obturatoria der Urodelen nicht gezweifelt werden. Was den Beweis durch die Insertion der Muskulatur anbelangt, darf als Entkräftigungsmittel die grosse Inkonstanz derselben angeführt werden. Die Muskeln sind funktionell bedingte Gebilde. Um ihre Funktion erfüllen zu können, sind sie innerhalb gewisser Grenzen an bestimmte Lagen gebunden.

Der Unterschied in den Procoracoidverhältnissen des Anuren- und Urodelen-Schultergürtels ist nicht prinzipiell. Verfolgen wir die Stellung der

ventralen Schultergürteläste in der Reihe der Amphibien, so können wir klar und deutlich eine Tendenz zur Parallelstellung derselben beobachten (siehe vorhergehendes Kapitel). Diese ist bei den Anuren viel ausgeprägter als bei den Urodelen.

Vergleichen wir die Öffnung der ventralen Äste des *Salamandra-atra*-Schultergürtels mit dem von *Pipa* (Fig. 2 u. 20), so können wir nur mit Mühe einen Unterschied feststellen. Nur die Stellung des ganzen ventralen Schultergürtelteils zum scapularen Abschnitt ist verschieden. Fragen wir uns, welches die günstigere Stellung dieser beiden Teile zueinander sei, so müssen wir zweifellos die von *Pipa* vorziehen. Allein schon aus der grössern Beweglichkeit der Anuren gegenüber den Urodelen können wir bei erstern einen günstigeren Angriffspunkt der Kräfte erwarten, als das bei den auf dem Lande unbeholfenen Urodelen der Fall ist. Sicher ist, dass die ventralen Schultergürteläste der Urodelen in einem ungünstigen Winkel zum scapularen Teil stehen. Es scheint deshalb ganz selbstverständlich, dass mit der grössern Anpassung ans Landleben die Stellung des coracoidalen Teils sich ändern musste, und zwar so, dass der ganze ventrale Schultergürtelteil der Urodelen eine Drehung nach hinten um den Humeruskopf als Drehpunkt ausführen musste. War dies der Fall, so lassen sich eine Anzahl Punkte erklären, denen man auf andere Weise ratlos gegenüberstehen würde. Wie will man beispielsweise die Lagerung der Epicoracoide der Aglossa (*Xenopus*) deuten? Die Erklärung dieser eigenartigen Epicoracoidenlagerung unterblieb bis heute. Einen besondern Sinn kann man ihr auch nicht beimessen, da es jedem verständlich erscheint, dass eine Lagerung der Epicoracoide, wie wir sie bei den Arciferen oder bei den Firmisternen finden, vorteilhafter ist als eine solche, wie wir sie bei den Aglossa antreffen. Mit der obigen Annahme liegt die Deutung dieser Erscheinung auf der Hand. Durch die Drehung des Urodelen-Schultergürtels in seinem ventralen Teil wurde selbstverständlich auch die Überschiebungsfläche der Coracoide nach hinten verschoben, während die Procoracoide sich in der Medianen erst trafen. Die Epicoracoide können erst jetzt auftreten, da sie die Befestigung der Schultergürtelhälften zu bewerkstelligen haben. Jetzt haben sie eine Funktion des Schultergürtels zu lösen und deshalb erscheinen sie erst jetzt als konstantes Skelettstück.

Die strukturellen Verhältnisse des Urodelen- und Anuren-Schultergürtels bieten uns weniger Vergleichspunkte als die oben angeführten morphologischen Verhältnisse. Deshalb ist auch die Feststellung einer Übergangsform in dieser Beziehung viel schwieriger. Die plötzliche Abnahme der Knorpelmassen bei den Aglossa gegenüber den Urodelen könnten etwelche Zweifel erregen, wenn uns nicht DE VILLIERS (1922) in seiner Untersuchung von *Xenopus* die genauen Knorpel- und Knochenverhältnisse des Schultergürtels bei dieser Art klargelegt hätte (siehe Fig. 21). Aus dieser Figur ersehen wir, welchen gewaltigen Anteil der Knorpel am Aufbau des Schultergürtels bei

dieser Form noch hat. An Stelle des bei allen Anuren wohlausgebildeten Foramen obturatoriums erblicken wir hier nur eine schmale Spalte längs des Coracoids, der ganze übrige Teil der ventralen Schultergürtelregion besteht aus einer Knorpelmasse, die vorn von der Clavicula eingefasst wird. Diese Tatsache lässt uns folgende Überlegungen machen.

In der Entwicklung des Urodelen-Schultergürtels haben wir eine Tendenz zur Ausfüllung der Incisura coracoidea feststellen können. Verfolgen wir diese Richtung weiter, so kommen wir schliesslich zu einem Stand des ventralen Schultergürtelteils, wo dieser nur noch eine Knorpelplatte vorstellt, ohne irgendwelche Differenzierung in ein Procoracoid und Coracoid. Durch die Drehung des Schultergürtels und die fortschreitende Verknöcherung infolge Anpassung an das Landleben ist der Teil des Knorpels, der zwischen den knöchernen Skeletteilen, der Clavicula und dem Coracoid, liegt, funktionslos geworden. Auf diese Weise liesse sich der strukturelle Übergang von den Urodelen zu den Anuren sehr wohl vorstellen. *Xenopus* wäre dann eine Form, die auf diesem Wege sich befinden würde.

Die Sternalverhältnisse von *Xenopus* entsprechen denen der Urodelen, so dass uns also in diesem Zustand keine Schwierigkeiten erwachsen, die Aglossa als Übergangsformen von den Urodelen zu den Anuren zu betrachten. Die paarige Anlage des *Xenopus*-Sternums kann uns kein Hindernis darstellen, da wir eine ähnliche Erscheinung in der Entwicklung des *Salamandra-maculosa*-Sternums gefunden haben. *Pipa* muss erst noch auf die Epicoracoidenlagerung und die Sternalverhältnisse hin untersucht werden.

II. ENTWICKLUNGSGESCHICHTLICHER TEIL.

1. MATERIAL UND TECHNIK.

Die Alpensalamander, die ich zu dieser Arbeit benötigte, stammen aus der Umgebung von Matt im Glarnerland. Den kleinern Teil sammelte ich im Britterwald, der sich am westlichen Abstieg der Passtrasse des Kerenzerberges gegen Niederurnen (Kt. Glarus) hin befindet. Bekanntlich sind diese Tiere bei Regenwetter sehr leicht zu bekommen, da sie dann in grosser Zahl ihre Verstecke verlassen und sich herumtummeln. In Matt konnte ich mit Hilfe des dortigen Sekundarlehrers die Tiere leicht bei jeder Witterung bekommen, während ich beim Fang im Britterwald auf mich selbst angewiesen war. Ich stellte auf Aussagen der Leute jener Gegend ab, die mir durch Herrn Sekundarlehrer Laager in Grabs zukamen. Dieser Ort hatte für mich ein ganz besonderes Interesse, da in der Literatur über das Vorkommen dieser Spezies eine untere Grenze von 800 m und eine obere von 2100 m angegeben ist. Das Gebiet von Matt fällt innerhalb dieser angegebenen Grenzen, während der Britterwald an jener Fundstelle, wo ich die Tiere sammelte, nur

eine Meereshöhe von 500—600 m aufweist. Der Unterschied der Tiere dieser beiden Orte bestand lediglich in einer etwas grössern Körperlänge derjenigen aus dem Britterwald. Die Zahl der Larven in den beiden Uteri war sehr konstant zwei. Alle Individuen mit mehr als einer Larve in einem Uterus stammen aus Matt.

Natürlich mussten die Larven, die für die Entwicklung des Brustschulterapparates in Frage kommen konnten, aus dem Uterus genommen werden. Um einen Massenmord unter den *Salamandra atra* in den angegebenen Gegenden zu vermeiden, leisteten mir die Angaben von WUNDERER (1910) gute Dienste. Ich kontrollierte stets die Farbe des Bauches der einzufangenden Tiere; war dieser vom durchscheinenden Dotter etwas gefärbt, so durfte auf eine sichere Befruchtung gerechnet werden. Bis der Dotter grösstenteils aufgezehrt war, konnte dieses Merkmal als das untrüglichste aller über diesen Punkt existierenden Angaben erkannt werden. Für spätere Stadien erkannte man auf den ersten Blick die Trächtigkeit an dem grossen Bauchumfang. Täuschungen war man trotz allem immer noch ausgesetzt; hauptsächlich konnte man sich darüber streiten, ob ein Individuum sich nur voll Wasser gesogen habe, oder ob es wirklich schon auf dem Stadium angelangt sei, wo der Dotter aufgezehrt ist. Jene Tiere waren meistens solche, die eben ihre Jungen abgelegt hatten.

Über das Material, das zu dieser Arbeit verwendet wurde, habe ich eine Tabelle verfertigt, aus der die Zahl der Larven in den beiden Uteri, die Körperlänge und Vorderbeinlänge der Larven und der Ort des Vorkommens der Muttertiere ersichtlich ist. Ich führe hier nur die Individuen auf, die für diese Arbeit in Betracht kommen:

Die Larven eines Muttertiers wurden fortlaufend numeriert. Der horizontale Strich trennt sie aber so, dass die über diesem Strich stehenden Nummern den Larven aus dem rechten Uterus angehören und die darunter denen aus dem linken. Diese Tabelle gestattet auf diese Weise einen klaren Überblick über die Zahl und Zugehörigkeit der Larven zu dem einen oder andern Uterus. Diesbezüglich fallen einige Nummern besonders auf; so bildet Nr. 27 einen wohl vereinzelt dastehenden Fall. In jedem Uterus kommen drei Larven vor, von denen aber einzelne deutliche Reduktionsspuren zeigen. Ebenso interessant und selten dürften die Verhältnisse von Nr. 29 sein, wo im selben Uterus zwei gleich gut entwickelte Larven liegen. Die Verhältnisse von Nr. 39 scheinen sehr verständlich zu sein und eine häufigere Erscheinung darzustellen als die eben angegebenen Fälle von mehr als zwei Larven. Es ist begreiflich, dass infolge Platzmangels das eine von zwei in einem Uterus liegenden Individuen zu einem Monstrum auswachsen muss.

Sehr beachtenswert sind auch die Grössenverhältnisse von Nr. 16. Diese Differenz in der Körper- und Vorderbeinlänge können wir nicht anders beurteilen, als dass die Geschwisterlarve von Nr. 1 schon abgestossen wurde,

Nr. d. M. T.[1]	Nr. d. L.[2]	Vorderbeinlänge der Larven	Körperlänge der Larven	Funddatum	Fundstelle
2	1	4,5 mm	25,7 mm	9 6 25	Matt
3	1	4,5 mm	22,2 mm	9 6 25	Matt
	2	6,3 mm	34,5 mm	9 6 25	Matt
4	1	7,8 mm	25,0 mm K. — Kl. Öff.[3]	9 6 25	Matt
	2	6,5 mm	28,9 mm	9 6 25	Matt
9					
	2	7,3 mm	36,4 mm	9 6 25	Matt
14	1	6,7 mm	26,1 mm K. — Kl. Öff.	26 6 25	Matt
	2	4,2 mm	21,4 mm		
16	1	6,1 mm	48,7 mm	6 7 25	Matt
	2	—	9,8 mm		
19	1	5,8 mm	30,4 mm	6 7 25	Matt
	2	6,2 mm	31,8 mm		
20	1	7,4 mm	35,4 mm	13 7 25	Matt
	2	7,3 mm	36,6 mm		
23	1	1,0 mm	14,4 mm	30 7 25	Matt
	2	1,0 mm	14,5 mm		
24	1	7,1 mm	42,1 mm	30 7 25	Matt
	2	6,3 mm	43,7 mm		
26	1	1,1 mm	12,7 mm	14 8 25	Matt
	2	0,4 mm	9,0 mm		
27	1	1,0 mm	15,1 mm	14 8 25	Matt
	2	0,8 mm	12,8 mm		
	3	0,8 mm	10,9 mm		
	4	—	10,4 mm		
	5	—	10,5 mm		
	6	0,9 mm	12,8 mm		
28	1	6,9 mm	34,8 mm	14 8 25	Matt
	2	4,3 mm	26,4 mm		
29	1	5,4 mm	28,9 mm	14 8 25	Matt
	2	6,1 mm	29,4 mm		
	3	7,9 mm	36,9 mm	14 8 25	Matt
30	1	6,7 mm	43,6 mm	1 9 25	Matt
	2	7,2 mm	42,1 mm		
31	1	1,2 mm	16,8 mm	1 9 25	Matt
	2	1,3 mm	16,1 mm		

[1] Nr. d. M. T. = Nummer des Muttertieres.
[2] Nr. d. L. = Nummer der Larve.
[3] K. — Kl. Öff. = Kopf bis Kloakenöffnung.

Nr. d. M. T.[1]	Nr. d. L.[2]	Vorderbeinlänge der Larven	Körperlänge der Larven	Funddatum	Fundstelle
32	1	1,6 mm	17,9 mm	1 9 25	Matt
	2	2,1 mm	16,9 mm		
33	1	2,5 mm	23,3 mm	1 9 25	Matt
34	1	1,2 mm	14,5 mm	1 9 25	Matt
	2	—	15,7 mm		
35	1	3,4 mm	20,7 mm	1 9 25	Matt
	2	3,5 mm	22,3 mm		
36	1	5,7 mm	32,0 mm	3 9 25	Britterwald
	2	6,8 mm	33,9 mm		
37	1	4,3 mm	24,6 mm	3 9 25	Matt
	2	4,5 mm	26,7 mm		
38				3 9 25	Matt
	1	5,5 mm	32,9 mm		
39	1	7,6 mm	39,0 mm	3 9 25	Matt
	2	Monstrum			

bevor die andere fertig ausgebildet war. Die Wanderung der Eier in den leeren Uterus fand sofort statt und die Befruchtung folgte ihr auf dem Fusse nach. Wir haben es hier mit einer zeitlichen Differenz im Entwicklungsbeginn der beiden Larven in den beiden Uteri zu tun. Während in diesem Fall die Entwicklungsdifferenz aber nur sehr klein erscheint, lassen die Verhältnisse, wie sie bei Nr. 2, 33 und 38 vorliegen, schon auf grössere Zeitinterwalle schliessen. Immerhin steht es nicht fest, ob in diesen drei Fällen überhaupt ein zweites Individuum zur Entwicklung gekommen wäre bis das eine fertig entwickelt war, denn die Entwicklung einer einzigen Larve für beide Uteri liegt ganz im Bereich der Möglichkeit. Der zweite Uterus war in den drei vorliegenden Fällen leer.

Die *Molge-alpestris*-Larven sammelte ich teils in den Bächen und Tümpeln des Grabserriedes (Grabs, Kt. St. Gallen), teils züchtete ich sie im Vivarium des Zoologischen Institutes der Universität in Zürich. Eine Bestimmung der Larven, die ich im Freien einfing, war notwendig, weil mehrere Molcharten nebeneinander vorkommen. Die Tiere, die ich zur Zucht verwendete, fing ich im trächtigen Zustand ein und liess sie laichen. Der Laich, den ich im gleichen Gefäss liess, in dem die Muttertiere lebten, ging zugrunde. Er wurde ohne Ausnahme von einem Pilz befallen und kam über die ersten Entwicklungsstadien nicht hinaus. Nach dieser Erfahrung, die mir zwar aus

[1] Nr. d. M. T. = Nummer des Muttertieres.
[2] Nr. d. L. = Nummer der Larve.

der Literatur bekannt war, brachte ich den Laich sofort nach der Ablage in eine Glasschale mit frischem Wasser, das ich dann jeden Tag teilweise erneuerte. Auf diese Weise konnten die Larven ohne Mühe aufgezogen werden.

Die *Salamandra-maculosa*-Larven fing ich teils in den Bächen der Umgebung von Zürich, teils entnahm ich sie den Uteri trächtiger Tiere, die ich mir von einer Tierhandlung in Berlin zuschicken liess. Es dürfte interessant sein, die Zahl der Larven in den beiden Uteri zu kennen, da nach Literaturangaben die Durchschnittszahlen grossen Schwankungen unterworfen sind.

In den Uteri von Nr.					1	befanden	sich	23	Stück.	
„	„	„	„	„	2	„	„	10	„	
„	„	„	„	„	3	„	„	22	„	
„	„	„	„	„	4	„	„	29	„	
„	„	„	„	„	5	„	„	29	„	
„	„	„	„	„	6	„	„	13	„	
„	„	„	„	„	7	„	„	27	„	
„	„	„	„	„	8	„	„	32	„	
„	„	„	„	„	9	„	„	23	„	
„	„	„	„	„	10	„	„	33	„	
„	„	„	„	„	11	„	„	16	„	

In den Muttertieren von Nr. 2, 6 und 11 war die Zahl derart gering, dass sie uns erst glaubwürdig erscheint, wenn man weiss, dass die Larven schon schlüpfreif waren und infolgedessen ein Teil derselben wahrscheinlich schon abgelegt worden war. Die Zahl der Larven in den beiden Uteri ist aber trotzdem grossen Schwankungen unterworfen. Als Mittelzahl dürfte nach dieser Tabelle 29—30 angenommen werden. Diese Zahlen stehen weit hinter den in der Literatur angegebenen zurück. Ich numerierte die Larven ganz genau gleich wie die von *Salamandra atra*.

Um die Angabe der Körper- und Vorderbeinlänge einer jeden für diese Arbeit verwendeten Larve umgehen zu können, benutzte ich die genau gleiche Bezeichnungsweise, wie sie in der Tabelle angegeben ist. So wurde z. B. die Larve des linken Uterus des Muttertieres Nr. 3 mit 3/2 bezeichnet. Diese Bezeichnungsweise ist unter jeder Figur über die Entwicklung des Sternums und Schultergürtels von *Salamandra atra* zu lesen, so dass aus der Tabelle dann ohne weiteres die Längenmasse und die Uterusverhältnisse entnommen werden können.

Die Fixierung und Färbung war durch die Arbeit von DE VILLIERS (1922) gegeben. Die Sublimatfixierung und die Dreifachfärbung mit Boraxkarmin, Bismarckbraun und Bleu de Lyon in der Art, wie sie DE VILLIERS in seiner Arbeit angab, lieferte vortreffliche Ergebnisse. Ich versuchte noch andere Fixierungs- und Färbungsmethoden, deren Resultate aber bei weitem nicht an die der obigen grenzten. Auch die Aufhellungsmethode, wie sie

Slotopolsky (1921) anwandte, probierte ich aus, ohne sie aber für meine Arbeit verwenden zu können, da die Stadien, die für mich in Betracht kamen, hauptsächlich dem mesenchymatösen und jungknorpeligen Zustand angehörten.

Die Fig. 2, 6, 7, 8, 10, 11, 12, 13 u. 14 wurden mit dem Embryograph gezeichnet und 20mal vergrössert, Fig. 3 u. 36 mit dem Apparat von E. Leitz zum Zeichnen und Demonstrieren projizierter Bilder n. Edinger mit Okular 3 und Objektiv 3 von E. Leitz, Fig. 4, 5 u. 9 mit demselben Apparat und mit der Optik: Comp. Okul. 6 n. Zeiss und Objektiv 3 n. Leitz, Fig. 30—35 und 37—44 wurden mit demselben Apparat und mit der Optik: Okular 6 n. Zeiss und Objektiv 7 n. E. Leitz verfertigt.

2. DIE ALTERSBESTIMMUNG DER LARVEN.

Die Angabe des Alters der untersuchten Objekte ist in einer ontogenetischen Arbeit unerlässlich, da durch sie manche Tatsache der Entwicklungsgeschichte eines Individuums eine besondere Beleuchtung erfahren kann. Denken wir beispielsweise an die Beobachtungen, die Braus und Goette über die Entwicklung des Anuren-Schultergürtels machten. Diese würden einander ohne Kenntnis des Alters der Untersuchungsobjekte diametral gegenüberstehen.

Es scheint Tradition zu sein, die Körperlänge als Masstab des Alters aufzufassen. Wenigstens ist sie in den meisten ontogenetischen Arbeiten über den Schultergürtel der Amphibien als alleiniges Merkmal angegeben worden. De Villiers (1922) hat die Entwicklung der äusseren Form der Extremitäten in Berücksichtigung gezogen und damit entschieden einen grössern Genauigkeitsgrad in der Beurteilung des Alters erreicht, als dies auf dem Wege der Körpermessung möglich ist. Letztere ist schon lange als nicht einwandfrei taxiert worden. So haben Jordan (1888) und Wiedersheim (1892) auf die Unzulänglichkeit solcher Altersbestimmung aufmerksam gemacht. Beide geben die Umwelt-, Nahrungs- und Temperaturverhältnisse als die ursächlichen Faktoren in der Differenzierung zwischen Körperlänge und Alter an. Diese Begründung scheint sehr einleuchtend und erhält bis zu einem gewissen Grad eine Stütze durch die Untersuchungen von Amphibienlarven, die eine Zeitlang vor der Fixierung hungerten. Die Tiere waren nicht so lang wie solche Individuen, die genügend Nahrung genossen. Obschon die Altersangabe durch Körpermessung als mangelhaft erkannt wurde, ist sie doch nicht verdrängt worden. Der Grund eines solch unwissenschaftlichen Verhaltens liegt in der Schwierigkeit, ein besseres Mittel zu finden.

Bei *Salamandra atra* Laur. und *Salamandra maculosa* Laur. scheint der schon längst begangene Weg ohne Bedenken zum Ziele zu führen. Diese Tiere leben bis zur Erreichung des ganz oder fast ausgebildeten Brustschulterappa-

rates im Uterus, sind den Unbilden der Umwelt, Nahrungssorgen und Temperatureinflüssen nur indirekt ausgesetzt. Die Larven der viviparen *Salamandra atra* ernähren sich in ihrer ersten Entwicklungsphase von den zerfallenen Eiern im Uterus, die nicht zur Entwicklung gelangen. Neben diesem Nahrungsbrei, der Embryotroph genannt wird, befindet sich noch eine Anzahl Abortiveier im caudalen Teil des Uterus. Das zur weitern Entwicklung bestimmte Ei ist durch eine mächtige Gallerthülle von den mit einer drei- bis viermal dünnern, gleichartigen Hülle versehenen Abortiveiern gut zu unterscheiden. Letztere unterscheiden sich ihrerseits vom Embryotroph durch eine vollzogene Befruchtung und das Durchlaufen der ersten Furchungsstadien. Nachher zerfallen sie und dienen dem jungen Embryo ebenfalls als Nahrung. Über die Zahl der Abortiveier herrscht keine Übereinstimmung. Einige behaupten, es werde nur ein einziges Ei befruchtet, andere vier, wieder andere elf bis zwölf. Diese Frage kann nur durch mikroskopische Untersuchung gelöst werden. Es müssen die ersten Furchungsstadien genau festgestellt werden können, um zu einem sichern Schluss zu kommen. Tatsache ist, dass mehr als ein Ei befruchtet wird, denn wie schon bemerkt, habe ich in einem Tier sechs Embryonen gefunden. In jedem Uterus waren es drei, und in drei Fällen fand ich zwei in einem Uterus. Zur normalen Entwicklung kommt in der Regel nur eins in jedem Uterus, die andern wachsen, falls sie nicht zerfallen, zu Monstrositäten heran. SCHWALBE (1896), KAMMERER (1904) und HIRZEL (1909) teilen auf Grund solcher Beobachtungen die Embryonen ein in:

1. Den Hauptembryo. Das ist der zur Vollendung seiner Entwicklung gelangende, lebensfähige Embryo, der bei *Salamandra atra* normalerweise als einziger in einem Uterus vorkommt.

2. Die Abortivembryonen. Dies sind mehr oder weniger fortgeschrittene, meist verkrüppelte Embryonen (KAMMERER). HIRZEL fasst diesen Begriff weiter, wenn er sagt: „Alle die in den Uterus gelangten Eier, die in Furchung übergegangen sind, aus denen aber kein normaler, zu extra-uterinem Leben befähigter Embryo resultiert, werden Abortivembryonen genannt."

Abortiveier und Embryotroph dienen dem Hauptembryo zur intra-uterinen Ernährung. Solange er noch nicht befähigt ist, diesen Nahrungsbrei aufzunehmen, zehrt er vom Dotter des eigenen Eies. Nachher nimmt er die Nahrung durch Mund und Kiemen auf. Während dieser Zeit ist der Embryo in einen Dotterknäuel eingewickelt. Der Kopf ist kaum daraus zu lösen. Ist aller Dotter in den Darm aufgenommen, so gewährt der Embryo einen Anblick wie eine Froschlarve im Stadium maximaler Ausdehnung des Spiraldarms. Ein Unterschied liegt in den Kiemen, die bei *Salamandra atra* eine beträchtliche Länge erreichen. SCHWALBE hat nach der Nahrungsaufnahme verschiedene Grade des Alters unterschieden:

A. Embryonen 1. Grades (E 1) befinden sich innerhalb der im Eileiter gebildeten Hüllen.

B. Embryonen 2. Grades (E 2 a) liegen frei innerhalb des aus den übrigen zerflossenen Eiern stammenden, reichlich vorhandenen Dotterbreies.

C. Embryonen 3. Grades (E 2 b) wie E 2 a. Der Dotter ist aber nur noch spärlich vorhanden in Form eines im Vergleich zum Uterusvolumen kleinen Dotterballens.

D. Embryonen 4. Grades (E 3). Der Dotterbrei ist gänzlich verschwunden.

Diese Altersbestimmung hat den Nachteil, dass sie in bezug auf die Entwicklung des Schultergürtels zu grosse Intervalle der Entwicklungsstadien umfasst. Die Entwicklung des Sternums fällt beispielsweise fast ganz in das zweite Stadium, während die wichtigsten Entwicklungsphasen des Schultergürtels dem ersten angehören. Es ist dabei notwendig, auf die Schwankungen in der teilweisen bis völligen Aufnahme des Embryotrophs durch den Embryo aufmerksam zu machen. Sie kann von der verschiedenen Menge des Dotters und von der Ausbildung eines oder mehrerer Embryonen im Uterus herrühren.

Mir scheint die Vorderbeinlänge für die Entwicklung des Schultergürtels das geeignete Mass zu sein, weil die vordern Extremitäten im Zusammenhang mit dem Gürtel stehen und einen gewissen Einfluss auf diesen ausüben. Immerhin muss gesagt werden, dass die Vorderbeinlänge relativ zur Körperlänge ebenso grosse Schwankungen aufweist. In den folgenden Tabellen habe ich die Tiere eingeordnet nach ihrer Vorderbeinlänge, nach ihrer Körperlänge und drittens nach den Entwicklungsstufen des Brustschulterapparates. Dabei habe ich nur die Larven berücksichtigt, bei denen die Anlage des Zonoskeletts schon erkennbar war.

Aus dieser Tabelle sind die Schwankungen in der Vorderbein- (V. B. Lg.) und Körperlänge (K. Lg.) in bezug auf die Entwicklungsstufen (Entwick. St.) des Brustschulterapparates leicht zu ersehen. Obschon diese Tatsache schon wiederholt festgestellt worden war, mangelte das Beweismaterial bis jetzt dazu. Die diesbezüglichen Schwankungen sind in den ersten Entwicklungsstufen sehr klein, so dass die Organisationsstufe durch die Angabe der Vorderbein- und Körperlänge ziemlich genau ausgedrückt wird. Von einem gewissen Entwicklungszustand können sie für die Angabe des Alters nicht mehr ernsthaft in Betracht kommen. Die Larven 3/2, 2/1, 3/1, 28/2, 14/2 und 19/1 weisen unter sich solche Schwankungen in den Längenmassen und den Entwicklungsstufen auf, dass man diese gar nicht für möglich halten sollte.

Es mag sein, dass in diesem Alter die Aufnahme des Dotters bei einigen ganz, bei andern teilweise stattgefunden hat. Durch die Änderung in der Art und Weise der Ernährung könnte dann ein vorübergehender Stillstand in der Entwicklung eingetreten sein, während die Larven, die noch über Dotter verfügen, ihre Entwicklung fortsetzen. Der Stillstand tritt in diesem Fall dann

Einreihung der Larven:

I. Nach d. Vorderbeinlänge				II. Nach d. Körperlänge				III. Nach d. Entwickl.-St.			
Nr. d. M. T.[1]	Nr. d. Larven			Nr. d. M. T.[1]	Nr. d. Larven			Nr. d. M. T.[1]	Nr. d. Larv.	V. B. Lg.	K. Lg.
	1	2	3		1	2	3				
26	1,1										
34	1,2			26	12,7			26	1	1.1	12,7
31	1,2			34	14,5			34	1	1,2	14,5
31		1,3		34		15,7		34	2	—	15,7
32	1,6			31		16,1		31	2	1,3	16,1
32		2,1		31	16,8			31	1	1,2	16,8
33	2,5			32		16,9		32	1	1,6	17,9
35	3,4			32	17,9			33	1	2,5	23,3
35		3,4		35	20,7			35	1	3,4	20,7
14		4,2		14		21,4		3	2	4,5	22,2
28		4,3		3		22,2		2	1	4,5	25,7
2	4,5			35		23,3		3	1	6,3	34,5
3		4,5		33	23,3			28	2	4,3	26,4
29	5,4			2	25,7			14	2	4,2	21,4
19	5,8			28		26,4		19	1	5,8	30,4
16	6,1			4		28,9					
29		6,1		29		29,4					

später ein. Zur Erklärung dieser Tatsache fallen aber wieder der Platzmangel und die Ernährung von mehr als einem Individuum in einem Uterus am meisten in die Wagschale. Wie schon betont wurde, ist dies bei *Salamandra atra* keine Seltenheit.

Diese Schwankungen machen eine Angabe des Alters durch die Körper- oder Vorderbeinlänge ziemlich überflüssig. Es ist notwendig, nach einem andern Weg zu suchen, der uns zuverlässiger über das Alter einer Larve orientiert. Es wäre vielleicht möglich, anhand der Dotteraufnahme kleinere Entwicklungsstufen zu unterscheiden, als dies SCHWALBE getan hat. Dann könnte uns dort ein Mittel erwachsen, das viel brauchbarer wäre als die Angabe der Körper- und Vorderbeinlänge. Die Längenmasse im allgemeinen scheinen mir zur Verifizierung des Alters sehr unzutreffend, da die Grösse eines Tieres in seiner Ontogenie nur bis zu einem gewissen Grad mit seiner Entwicklungsstufe in Zusammenhang steht. Mit dieser Messungsmethode wird es immer Schwankungen geben, auch bei Tieren, die nicht solch unkonstanten Entwicklungsbedingungen unterworfen sind wie die Amphibien im allgemeinen.

[1] M. T. = Muttertier.

3. DIE ENTWICKLUNG DES SCHULTERGÜRTELS VON SALAMANDRA ATRA LAUR.

Die erste Anlage des Schultergürtels ist auf einem Stadium zu finden, wo die Extremitätenknospen noch keine bestimmte Differenzierung zeigen. In diesem Alter sind schon diffuse Kernanhäufungen dorsal und ventral davon zu erkennen. Sie stehen in Zusammenhang mit den Extremitätenknospen, die wenig latero-ventral von den Vornierenkanälchen liegen. In der Folge werden die Anlagen durch einen grossen Kernreichtum deutlicher. Bald erkennt man die Schultergürtelteile deutlich in ihren gegenseitigen Lagerungsverhältnissen. Die Extremitätenknospen, in denen sich bald der Humeruskopf als Kernagglomeration herausschält, sind ein beträchtliches Stück ventral gewandert, haben aber ihre definitive Lage noch nicht erreicht (Fig. 30). Die Scapula und das Coracoid entstehen nicht auf der gleichen Höhe. In Querschnitten, die in cranio-caudaler Richtung aufeinanderfolgen, erscheint zuerst die Scapula, und zwar ihre cranio-dorsale Ecke, auf der Höhe der Vornierenkanälchen, die stark entwickelt sind und gegen die Epidermis vorbuchten. Von hier dringt sie als schmales, kernreiches Mesenchymbändchen in einem caudo-ventralen Verlauf gegen den Humeruskopf hin, berührt aber mit der caudo-ventralen Ecke den cranialen Rand der Gelenkpfanne nicht, sondern tritt mit ihr durch ein horizontal gelagertes Mesenchymblastem in Verbindung. Der Humeruskopf hebt sich auf diesem vorknorpeligem Stadium schon deutlich aus der früher einheitlichen Verbindung mit den Schultergürtelteilen heraus. Er befindet sich am lateralen Rand des vorhin genannten horizontal gelagerten Mesenchymstäbchens. Dieses setzt sich auf der medialen Fläche des Humeruskopfes fort und steht in homokontinuierlicher Verbindung mit dem in ventro-medialer Richtung abgehenden kernreichen Gewebe (Fig. 30). Dieses stellt das Coracoid im vorknorpeligen Zustand dar. Es bildet eine schmale, leicht gebogene Spange, die mit der konkaven Seite cranialwärts gerichtet ist und im glenoidalen Teil die grösste Breite erreicht. Die mediale Spitze ist stark cranialwärts gebogen und ist noch weit von der Linea alba entfernt. In dem dichtkernigen Gewebe lagert sich dann Knorpelgrundsubstanz ab. Auf diesem Stadium ist das Procoracoid schon deutlich als eine cranialwärts gelegene Wucherung des horizontal in der Körperwand gelegenen Stäbchens zu sehen. Die Reihenfolge in der Anlage der Schultergürtel ist folgende: 1. Scapula, 2. Coracoid und 3. Procoracoid. Während die Scapula und das Coracoid fast gleichzeitig angelegt werden, ist die zeitliche Differenz in der Anlage von Coracoid und Procoracoid grösser.

Goette (1877) beschreibt die Entstehung des cranio-ventralen Astes von der Scapula aus. Nach meinen Beobachtungen ist es fraglich, ob man das horizontale Blastem, das die Scapula mit der Coracoidanlage verbindet,

dem dorsalen oder dem ventralen Schultergürtelteil zurechnen will. Die Gelenkhöhle trennt die Scapula nicht vollständig vom Coracoid, wie es GOETTE angibt, sondern es besteht eine homokontinuierliche Verbindung im Vorknorpelstadium zwischen diesen beiden Skelettelementen. Es kann deshalb

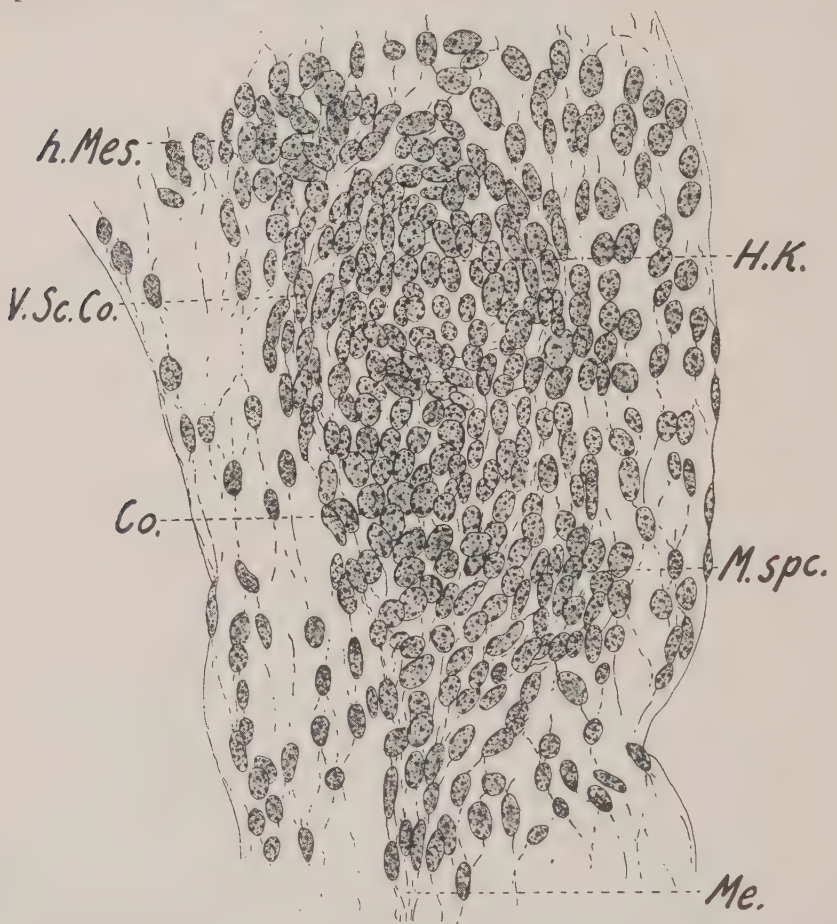


Fig. 30. Querschnitt durch die erste Anlage des Coracoids der *Salamandra-atra*-Larve 26/2. *Co.*, Coracoid, das sich in die Membran, *Me.*, fortsetzt, die die Grundlage des Schultergürtels bildet; *h. Mes.*, horizontales Mesenchymblastem, das auf der medialen Fläche des Humeruskopfes, *H. K.*, in Verbindung steht mit dem Coracoid, *V. Sc. Co.*; *M. spc.*, erste Anlage des Musculus supracoracoideus.

nicht von einer alleinigen scapularen Bildung des Procoracoids gesprochen werden. Wenn diese Herleitung des cranio-ventralen Fortsatzes auch nahe liegt, so können auf Grund der Verbindung der Scapula mit dem Coracoid im Vorknorpelstadium auch coracoidale Elemente im Procoracoid gesucht werden (Fig. 30). Das Procoracoid ist eine gemeinsame Bildung der Scapula und des Coracoids.

Die weitere Entwicklung dieser Schultergürtelteile beruht dann auf den

Wachstumsverhältnissen. Das Coracoid wächst nach vorn und gegen die Mitte, indem es neue Knorpelsubstanz in das kernreiche Gewebe der Umgebung ablagert. Das Procoracoid wächst in die Länge und Breite, bis es seine normale Grösse erreicht hat. Das Foramen supracoracoideum wird durch Umwachsung von Knorpel eingeschlossen.

Aus dem ersten deutlich erkennbaren Entwicklungszustand des Schultergürtels, wie er oben beschrieben wurde, könnte geschlossen werden, dass die Ausbildung des Schultergürtels bis zu seiner fertigen Form und Grösse auf dem Wege der fortschreitenden Ausdehnung der Knorpelgrundsubstanz zustande komme. Auf diese Weise haben alle Autoren bis auf BRAUS (1909) und DE VILLIERS (1922) die Entwicklung der einzelnen Teile des Schultergürtels geschildert. BRAUS (1909, 1919) arbeitet mit allem Nachdruck auf die Erkenntnis des Irrtums hin, dass die Verknorpelung keinen grossen Wert in der Beurteilung der Entwicklung eines Skelettelements beanspruchen darf. Es ist nur eine Manifestation von einer schon vorhandenen, technisch nicht so gut erkennbaren Gewebsart. Diese Tatsache hat er nicht nur mit der experimentellen, sondern auch mit der mikrotechnischen Untersuchungsmethode feststellen können.

Der erste Punkt, der mir in der Entwicklung des Schultergürtels nach dem Prinzip der GOETTEschen Auffassung unklar blieb, prägt sich in folgender Fragestellung aus: Wie geht das Wachstum der dichtkernigen ersten Coracoidanlage durch Ablagerung von knorpeliger Grundsubstanz bis zur fertigen Ausbildung des ventralen Schultergürtelteils vor sich? Schreibt man dem Verknorpelungsprozess jenen grossen Wert zu, wie es GOETTE getan hat, so müssen wir uns mit der oben angeführten Angabe der Entwicklung des Schultergürtels befriedigt erklären. Eine Anzahl für die Deutung des Schultergürtels wichtiger Punkte muss dann übergangen werden, wie es GOETTE getan hat. Über die Herkunft der Membrana coracoidea erfahren wir von GOETTE nichts. Über die Bildung der Membrana sterno-coracoidea, „der Membran, die von den Epicoracoiden herkommt", ist wohl der Schwierigkeit der Beobachtung wegen nichts gesagt worden.

Auf dem ersten Stadium der Entwicklung des Schultergürtels, wo die Scapula und das Coracoid nur durch diffuse Kernanhäufungen erkenntlich sind, kann eine Membran beobachtet werden, die von der dorsal gelagerten ersten Anlage des Zonoskeletts gegen die Mediane verläuft und durch die wenig differenzierte Linea alba mit einer entsprechenden Membran auf der andern Seite in Verbindung steht. Diese Verbindung des Schultergürtels mit der Linea alba ist GOETTE auch bekannt. Er hat sie aber erst auf einer spätern Entwicklungsstufe beobachtet. Seine Beschreibung über den Verlauf dieser Membran lautet folgendermassen: „Die noch entfernten Knorpelplatten (Coracoide) sind durch eine Membran verbunden, die dorsal vom Bauchmuskel durchzieht und in der Linea alba endigt." Auf dem oben beschriebenen

Stadium war der Bauchmuskel noch nicht vorhanden. Das ganze subepidermale Gewebe in der ventralen Region der Bildungsgegend des Schultergürtels glich einer bindegewebigen Masse ohne irgendwelche Differenzierung.

Die obige Membran stellt die jüngste Anlage des Schultergürtels dar. Darin können wir eine vollständige Homologie mit der ersten Anlage des Anuren-Schultergürtels nach BRAUS feststellen. Bevor sich Knorpelgrundsubstanz in dieser Membran ablagert, wird sie an den oben beschriebenen Stellen, den Örtlichkeiten des ersten Auftretens von Vorknorpelgewebe, kernreich. Auf welche Weise die mit spärlichen Kernen besetzte Membran plötzlich einen solchen Kernreichtum bekommt, kann ich nicht erklären. Die zwei Wege der Kernwanderung oder der Teilung der in der Membran vorhandenen Kerne stehen zur Erklärung offen. Es ist aber einmal wichtig, auf die Kernanhäufung bei der Entstehung irgendeines Organs aufmerksam zu machen. In wenigen Fällen ist eine Erklärung dieser häufigen Erscheinung unternommen worden. BRAUS (1909) hat sie durch die Annahme einer Determination zu erklären versucht. Er hat es bis zu einem gewissen Grad mit seinen Transplantationsversuchen bewiesen. Wenn er einen Teil des Schultergürtels von *Bombinator* mit den Extremitäten wegschnitt, so bildeten sich aus der zurückgebliebenen, für die Anlage des Schultergürtels bestimmten Region dennoch die ergänzenden Teile. Ist wirklich eine solche Determination vorhanden, so müssen viele bisher wichtige Punkte in der Entwicklung des Schultergürtels im allgemeinen als ganz nebensächlich taxiert werden. Der Streit über die primäre Anlage der Extremitäten und der sekundären des Schultergürtels oder umgekehrt erhält mit einem Schlag eine sekundäre Bedeutung, da der Schultergürtel dann eine autochthone Bildung wäre, d. h. eine determinierte. Und ebenso hätte die Reihenfolge der Entstehung der einzelnen Teile und deren Lokalisation ihre Bedeutung eingebüsst.

Daran ist aber nicht zu rütteln, dass die spätere Differenzierung des Schultergürtels die obige Membran als Grundlage besitzt. Diese verknorpelt nicht in ihrer ganzen Ausdehnung, sondern bleibt zwischen Procoracoid und Coracoid als Membrana coracoidea bestehen. Sie ist also gar nichts anderes als ein unverknorpeltes Skelettelement, das denselben entwicklungsgeschichtlichen und vergleichend-anatomischen Wert beanspruchen darf wie die sie umschliessenden Knorpelstücke. Dass sie verknorpeln kann, bezeugen die von GOETTE und WIEDERSHEIM an *Cryptobranchus* und von WIEDERSHEIM und GEGENBAUR an *Siren* gemachten Beobachtungen. Bei diesen Arten sind die sonst freien Enden der ventralen Äste durch eine Knorpelspange verbunden. Der Membrana coracoidea wurde die oben angeführte Bedeutung zuerst von GEGENBAUR (1865) zugeschrieben.

Wie bildet sich nun die Membrana sterno-coracoidea? Aus dem anatomischen Teil über die Urodelen ist uns bekannt, dass diese Membran die Coracoidplatten verbindet. Ebenso wissen wir, dass die fibröse Platte, aus

der der Schultergürtel hervorgeht, mit der Linea alba in Verbindung steht. Die Coracoide wachsen von hinten nach vorn und nach der Medianen, wo sie sich treffen und schliesslich kreuzen. Die Linea alba ist eine sehnige Masse, die ursprünglich den ganzen Raum zwischen Peritonealepithel und der Cutis ausfüllt (Fig. 31). Später wird sie in ihrer Mächtigkeit etwas eingeschränkt durch den Musculus rectus externus und internus (Musculus interpectoralis, FÜRBRINGER), der auf der innern Fläche des Schultergürtels durchzieht. Die Spaltung des einheitlichen Musculus rectus abdominis erfolgt wenig hinter dem Schultergürtel. Wenn die Coracoide in ihrem medialen Wachstum die Linea alba erreichen, stossen sie auf das fibröse Gewebe derselben. Die Coracoide müssen, um sich in ihre arcifere Stellung zu begeben, dieses faserige Bindegewebe vor sich herstossen. Das rechte Coracoid drückt die Fasern nach links und das linke drückt sie nach rechts. Dieser Vorgang ist sehr gut sichtbar. Die vor der Überschiebung lockern Bindegewebsfibrillen, die sich nach wie vor an den Musculi recti befestigen, werden zusammengepresst. So bildet sich schliesslich aus der Sehnenmasse der Line alba ein membranartiges Gebilde, das nachträglich sich mit einigen Fasern an die Coracoidspitzen anheftet. Die Verbindung der Coracoide durch diese Membran ist ein sekundärer Vorgang.

Diese Art und Weise der Entstehung der Membrana sterno-coracoidea übt ihre Wirkung auch auf die lamellenartigen medianen Coracoidenden aus. Sie werden durch den Gegendruck der zusammengedrängten Bindegewebsfibrillen häufig gebogen, und zwar so, dass ihre umgebogenen Enden gegeneinander gerichtet sind. In dieser Umbiegungsart drückt sich ein Unterschied gegenüber andern gelegentlich vorkommenden Biegungen der Coracoide aus, die dann auf Störungen in der normalen Entwicklung des einen oder andern Teils des Brustschulterapparates beruhen (Fig. 4). Die Membran setzt sich, wie im anatomischen Teil ausgeführt wurde, an das Sternum an. Deshalb nannte ich sie Membrana sterno-coracoidea. Sie ist eine Bildung der Linea alba. Ihre abweichenden Verhältnisse vom normalen Zustand derselben vor und hinter dem Schultergürtel liegen in den Wachstumsvorgängen und Lagerungsverhältnissen der Coracoide begründet.

Die Verknöcherung der Umgebung der Cavitas glenoidalis beginnt aus drei Knochenzentren, die sich auf die Schultergürtelteile folgendermassen verteilen: In der Scapula, dem Coracoid und dem Procoracoid tritt je ein Verknöcherungspunkt auf. Die Scapula verknöchert von diesen Teilen zuerst, ihr folgt das Coracoid nach und endlich schliesst die Knochenzone des Procoracoids die später einheitliche Knochenplatte in der glenoidalen Region zu einem abgerundeten Ganzen. Die Scapula, das Coracoid und das Procoracoid zerfallen somit in einen knöchernen und einen knorpeligen Teil. Die Suprascapula bleibt ganz knorpelig.

4. DIE ENTWICKLUNG DES METAZONALEN SKELETTELEMENTS BEI DEN URODELEN IM ALLGEMEINEN.

Das Sternum der Urodelen hat grosse Aufmerksamkeit auf sich gezogen. Das ist begreiflich, denn es tritt bei dieser Amphibiengruppe als nachweisbar phylogenetisch jüngstes Organ auf. Die ursprünglicheren Verhältnisse der Rippen der Urodelen gegenüber denen der Anuren bergen grössere Wahrscheinlichkeit in sich, aus ihnen die Herkunft des Amphibien-Sternums phylogenetisch zu ergründen. In dieser Gruppe liegt der Schlüssel zur Lösung der wichtigen Frage über die Abstammung des Sternums. Obwohl den Urodelen von allen bedeutenderen Anatomen und Embryologen, die sich mit diesem Problem in der Vertebratenreihe beschäftigten, Aufmerksamkeit geschenkt wurde, fand die Lösung der Frage über die Abstammung des metazonalen Skelettelements doch keinen weiteren Aufschluss, als er uns von den Anuren her bekannt ist. Diese Tatsache hat teilweise ihren Grund in der Untersuchungsmethode der frühern Autoren.

Das Sternum der Urodelen ist ein physiologisch bedingtes Organ, d. h. von der Lokomotion abhängig. Es ist ferner von den Lagerungsverhältnissen der Larven im Uterus (*Salamandra atra* und *Salamandra maculosa*), den Druck- und Zugverhältnissen der Muskulatur und der gegenseitigen arciferen Coracoidstellung abhängig. Als Hauptfaktor in den Schwankungen der Entwicklung dieses Skelettelements muss die Muskulatur angesehen werden. „Dieses Organsystem zeigt", wie sich Bütschli (1910) in seinen Vorlesungen über vergleichende Anatomie ausdrückt, „eine besondere Anpassungsfähigkeit an die Bewegungsbedürfnisse der einzelnen Formen und daher auch eine grosse Wandlungsfähigkeit, sowie Spezialisierung zu besonderen Leistungen." Die Wandlungsfähigkeit dieses Organsystems spielt in der Entwicklung des metazonalen Elements eine besondere Rolle.

In einem Fall (Fig. 4) konnte ich beobachten, wie sich der Musculus pectoralis in Abwesenheit der einheitlichen Sternalplatte, in deren Mitte er normalerweise inseriert, an die an Stelle des Sternums gebildeten paarigen Mesenchymstreifen ansetzte und das linke Coracoid ventral und seitlich umbog, so ein Bild schaffend, das an die Entwicklung der Blättchen bei *Bombinator* erinnert. Die einheitliche Sternalplatte konnte sich infolge Bildungshemmungen im Uterus nicht entwickeln. Das Individuum, das hier in Betracht kommt, gehört der Spezies *Salamandra atra* Laur. an, hat eine Vorderbeinlänge von 6,1 mm und eine Körperlänge von 29,1 mm. Dieses Individuum lag im selben Uterus mit einer ungefähr gleich gross entwickelten Larve.

Über die Druckverhältnisse während des intra-uterinen Lebens und die Einflüsse der gegenseitigen Lagerung der Coracoide verweise ich auf die obigen Ausführungen (S. 153 u. ff.).

Aus diesen Gründen ist es notwendig, eine möglichst grosse Anzahl von Individuen in den verschiedenen Altersstadien zu untersuchen. Erst dadurch kann die normale Entwicklung festgestellt werden. Dies ist von den Autoren, die sich hauptsächlich mit der Entwicklung des Urodelensternums beschäftigten, unterlassen worden. Daraus sind teils die gegenseitigen Abweichungen in den Ansichten abzuleiten.

Das Urodelensternum wird von den Autoren folgendermassen hergeleitet:

1. Das Sternum ist costalen Ursprungs (Gegenbaur, 1865, Wiedersheim, 1892, Göppert, 1896).
2. Es ist teils costalen, teils zonalen Ursprungs (Goette, 1877).

Bekanntlich entsprechen die Urodelenrippen den obern Fischrippen; denn sie zeigen ein ganz anders Verhalten in bezug auf die ventrale Muskulatur als die untern Rippen (Pleuralbogen) der Fische. Diese liegen dem medialen Rand des ventralen Transversalseptums an. Jene verlaufen im äussern Teil der Septen. Die Rippen sind bei Urodelen länger als bei Anuren. Sie weisen aber in dieser Amphibiengruppe unter sich nicht gleiche Länge auf. Die Sacralrippen sind länger als die Rippen der Rumpf- und Schwanzregion. Diese Tatsache lässt uns zwei Möglichkeiten erwägen:

1. Die Rippen haben sich in der Sacralregion verlängert.
2. Die Rippen der Rumpf- und Schwanzregion sind kürzer geworden, während sie in der Sacralregion die ursprüngliche Länge bewahrten.

Göppert (1896), der diese beiden Möglichkeiten erwogen hat, spricht sich für die zweite aus. Die Rippen sind durch die Funktion als Aufhängeapparat des Beckens in dieser Region in ihrer Länge erhalten geblieben. In der Rumpf- und Schwanzregion haben sie sich verkürzt. Als Symptome der Rückbildung der Urodelenrippe fasst Göppert die Knorpelreste der dorsalen Spangen im hintern Teil und die Verdünnung der Rippen in der Rumpf- und Schwanzregion auf. Bei *Menobranchus lateralis* liegt noch ein ursprünglicher Zustand vor. Das Becken (Darmbein) und der Schultergürtel (Scapularteil) liegen tief. Die Rippen müssen deshalb, um in Verbindung mit der Gürtelregion zu treten, lang sein. Die Salamandrinen stellen höher entwickelte Typen vor. Das Becken und der Schultergürtel dehnen sich weiter dorsalwärts aus, und damit hält eine Verkürzung der Rippen Schritt. Daraus müssen wir schliessen, dass die Vorfahren der Amphibien lange Rippen besessen haben (mindestens so lange wie die jetzigen Sacralrippen), die sich in der phylogenetischen Reihe verkürzten (Gegenbaur und Ruge). Die vordern Rippen müssen sehr lang gewesen sein, denn die Länge nimmt von vorn nach hinten ab. Damit tritt eine Beziehung der Rippen zu den Sternalbildungen in den Bereich der Möglichkeit, wie sie Gegenbaur und Ruge auf Grund Goettescher Untersuchungsresultate angenommen haben. Göppert macht dann noch

folgende Überlegungen: „Ist die Bildung des metazonalen Skelettelements aus Bindegewebe zu einem Stützapparat wie ihn GOETTE im Hyposternum annimmt möglich, oder ist die Entstehung aus ältern, ausgebildeten Skelettstücken wahrscheinlicher?" „Den Anfängen autochthoner Knochenbildung können wir keine funktionellen Werte oder nur sehr geringe zuschreiben. Im zweiten Fall aber erkennen wir bereits eine Leistungsfähigkeit des Organismus, die von leistungsfähigen Organen ausging." Das Stadium des hyalinen Knorpels verweist GÖPPERT in die frühe Epoche der Stammesgeschichte zurück.

Nach diesen Ausführungen können die Sternalbildungen nicht in loco entstanden sein, sondern müssen mit primitiven Gebilden zusammenhängen. Solche sind mit Wahrscheinlichkeit die Rippen. Die Darstellung der Ontogenie des Sternums wird uns über die costale oder zonale Herkunft dieses Skelettelements noch weitere Aufschlüsse geben.

Eine häufige Bearbeitung hat das Sternum von *Salamandra maculosa* Laur. erfahren. *Salamandra atra* Laur. ist ganz vernachlässigt worden, wohl aus der falschen Annahme heraus, die Sternumverhältnisse der Salamandrinen seien allgemein konstant. Nach allen meinen Beobachtungen weist *Salamandra maculosa* in der Bildung des metazonalen Skelettelements grössere Differenzen auf als *Molge alpestris* Laur. und *Salamandra atra*. Meine Untersuchungen sind hauptsächlich an *Salamandra atra* Laur. durchgeführt worden.

A. *Die Entwicklung des Sternums von Salamandra atra Laur.*

Die Entwicklung des Sternums von *Salamandra atra* Laur. können wir in zwei Etappen einteilen:

1. die Entwicklung der einheitlichen, caudalen Sternalplatte;
2. die Entwicklung der Taschen.

Die Coracoide sind bei einigen Individuen im Begriff, sich in der Medianen zu überschieben, wenn die erste Anlage der einheitlichen Sternalplatte festzustellen ist. Bei andern sind sie voneinander noch weit entfernt. Diese Differenz glaube ich auf die kleinere oder grössere Dottermasse im Darm zurückführen zu müssen, also auf den verschiedenen Grad der Dotteraufnahme. Ich führte Schnitte durch die Brust- und Körperregion von Individuen, die gar keinen Dotter im Darmlumen besassen. Der Darm war infolgedessen im Querschnitt klein und die Leber bildete eine mächtige Gewebsmasse, die den Darm hauptsächlich ventral umgab. Bei diesen Individuen schätzte ich die Überschiebung der Coracoide am grössten. Beim andern Extrem befand sich eine grosse Dottermasse im Darm, der aufgebläht war und die Leber zusammendrückte. Sie legte sich in diesem Fall mit ihrer Peripherie ganz an das Peritonealepithel an; dadurch wurde dieses ausgedehnt und straff. Die Leber umgibt den prall gefüllten Darm als relativ schmalen

Streifen auf der Ventralseite. Durch den Druck vom Darm her ist sie seitlich von diesem hinaufgedrückt worden bis auf die Höhe des ventralen Drittels und umgibt den Darm also auch lateral. Der Druck, der durch den Darm auf die Leber und das Peritonealepithel ausgeübt wird, pflanzt sich auf die Organe in der Bauch- und Seitenwand der Rumpfregion fort. Der Schulter-

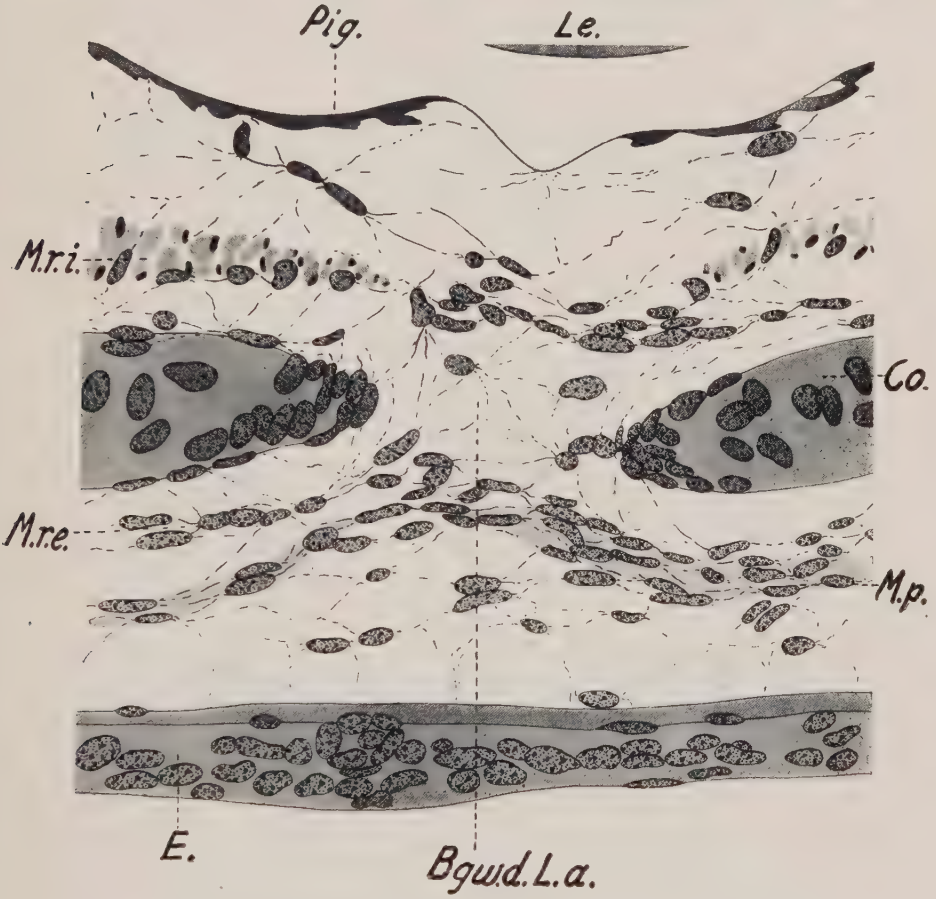


Fig. 31. Querschnitt durch die caudalste Schultergürtelregion der *Salamandra-atra*-Larve 2/1. *Co.*, Coracoid, das die Bindegewebsmasse der Linea alba, *Bgw. d. L. a.*, vor sich her schiebt; *M. r. i. & e.*, Musculus rectus internus und externus; *M. p.*, Musculus pectoralis; *Pig.*, Pigment; *E.*, Epidermis; *Le.*, Leber.

gürtel wird also dadurch beeinflusst. Durch die Ausdehnung der ganzen Region werden die Coracoide aus ihrer gegenseitigen Berührung gelöst und wieder auseinander getrieben. Ich erkläre die verschiedene Entfernung der Coracoidenden voneinander auf diese Weise. Diese Vermutung erhält noch eine Stütze durch das Verhalten der Linea alba in dieser Gegend, aus der dann später die Membrana sterno-coracoidea gebildet wird.

Wie oben beschrieben wurde, ist die Membrana sterno-coracoidea durch

das mediale Wachstum der Coracoide und den daraus entstandenen Druckverhältnissen aus der Sehnenmasse der Linea alba entstanden. Diese Bindegewebsmasse ist vor der gegenseitigen Berührung der Coracoide in der Medianen regellos angeordnet (Fig. 31). Werden nun die Coracoide durch die Ausdehnung des Darms infolge der Dotteraufnahme auseinandergepresst, so sollte, wenn die obige Membran eine Bildung der Coracoide wäre, wie es Goette (1877) annimmt, diese mit den Coracoiden wieder auseinander-

Fig. 32. Querschnitt durch die Sternalanlage der *Salamandra-atra*-Larve 2/1 auf dem mesenchymatösen Stadium. *St.*, Sternum; *M. r.*, Musculus rectus; *M. p.*, Musculus pectoralis; *Bgw.*, Bindegewebsschicht zwischen der Epidermis und dem Musculus pectoralis; *Le.*, Leber.

gezogen werden. Das ist aber nicht der Fall, sondern die Bindegewebsmasse verharrt in ihrer durch die Coracoide zusammengedrückten Stellung. Sie bildet die auf Schnitten typische Z-form des vordern Teils des Sternums (Fig. 36/1 u. 2). Diese ist bei der ersten Annäherung der Coracoide gegeneinander niemals sichtbar.

Auf diesem oben beschriebenen Stadium legt sich die einheitliche Sternalplatte an (Fig. 32). Die Körperlänge des hier in Betracht kommenden Individuums beträgt 25,7 mm und die Vorderbeinlänge 4,5 mm. Die Linea alba, die bisher kernarm war, bildet sich in den Inscriptiones tendineæ, die hinter dem Schultergürtel liegen, zu einem kernreichen Mesenchymblastem um.

Bald wird Knorpelgrundsubstanz abgelagert, erkenntlich an der leichten Färbung mit Bismarckbraun. Auch scheint mir die Stellung der Kerne die erste Ausscheidung von Knorpelgrundsubstanz zu verraten. Diese sind im reinen Mesenchymgewebe alle in einer bestimmten Richtung gelagert (Fig. 32). An der Stelle der ersten Absonderung bilden sie einen Knäuel, in dem die Kerne nicht mehr so dicht gelagert sind wie auf dem mesenchymatösen Stadium (Fig. 33). Die Knorpelgrundsubstanz wird zuerst in der Medianen abgelagert, also an dem Ort der grössten Knorpelmasse im ausgebildeten Sternum. Die

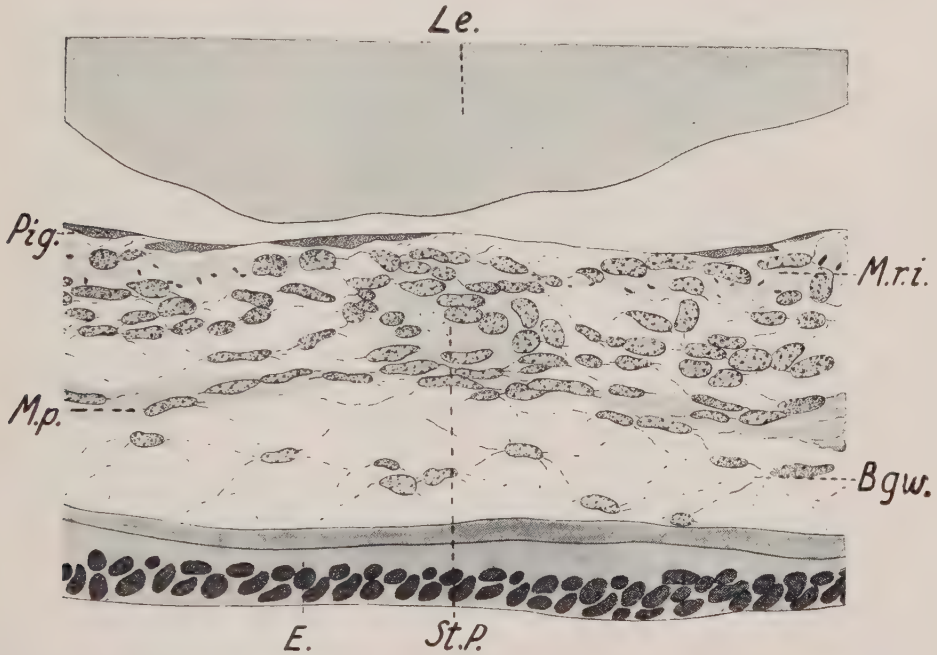


Fig. 33. Querschnitt durch die Sternalregion der *Salamandra-atra*-Larve 2/1 auf dem Stadium der ersten Ausscheidung von Knorpelgrundsubstanz in der einheitlichen Sternalplatte, *St. P.*; *M. r. i.*, Musculus rectus internus; *M. p.*, Musculus pectoralis; *Pig.*, Pigment; *E.*, Epidermis; *Bgw.*, Bindegewebsschicht zwischen Musculus pectoralis und Epidermis.

Platte wächst dann zu einer beträchtlichen Grösse heran. Die Knorpelausscheidung dehnt sich vom Ort der ersten Ablagerung nach vorn, hinten und auf beide Seiten aus (Fig. 34). In der Mitte behält die einheitliche Sternalplatte ihre grösste Mächtigkeit bei, um gegen die Seiten in dünne Knorpelränder auszulaufen. Diese Knorpelplatte ist ausschliesslich eine Bildung der Linea alba. Dorsal stösst diese Anlage an das Peritonealepithel, in dem sich Pigmentanhäufungen befinden (Fig. 35), oder sie ist durch eine dünne Bindegewebsschicht davon getrennt (Fig. 34). Ventral wird sie von den ersten Fasern des sich bildenden Musculus pectoralis begrenzt. Dieser ist durch eine bindegewebige Schicht von der Epidermis getrennt, welche auf dem Sta-

dium der Bildung des metazonalen Skelettelements bei *Salamandra atra* sehr gut ausgebildet ist. Die Bindegewebsschicht ist auf dem mesenchymatösen Zustand des Sternums schon deutlich ausgeprägt, so dass von einer Beteiligung der Epidermis an der Bildung des metazonalen Skelettelements nicht gesprochen werden darf (Fig. 33 u. 34).

Die Bildung der Taschen geht von der caudalen, einheitlichen, sich schon in knorpeligem Zustand befindenden Sternalplatte aus. In der Entwicklung

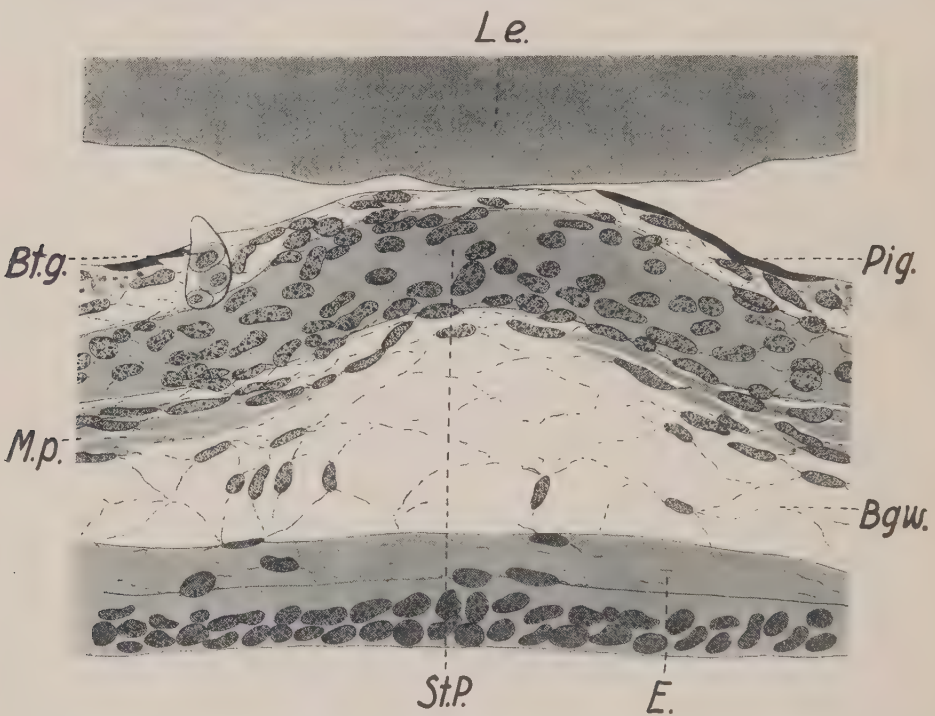


Fig. 34. Querschnitt durch die caudale Sternalregion der *Salamandra-atra*-Larve 3/1. Die Sternalplatte, *St. P.*, tritt durch die Ausbreitung der Knorpelgrundsubstanz schon deutlich aus dem übrigen Gewebe hervor; *M. p.*, Musculus pectoralis; *Bgw.*, Bindegewebsschicht; *E.*, Epidermis; *Pig.*, Pigment; *Bt. g.*, Blutgefäss; *Le.*, Leber.

der beiden Sternalteile lässt sich eine zeitliche Differenz feststellen, die wohl durch eine physiologische Ursache bedingt ist. Darüber können wir uns vielleicht Aufschluss verschaffen, wenn wir die Bildung des Sternums von *Salamandra maculosa* und *Molge alpestris* kennen. Es ist bekannt, dass die Skeletteile dieser Salamandrinen viel früher in Funktion treten müssen, infolge frühern Verlassens des Uterus oder freier Entwicklung. Die Musculi recti externus und internus befestigen sich am dorsalen und ventralen Teil des vordern und seitlichen Randes der Platte. Die Membrana sterno-coracoidea, die ein Stück der Linea alba darstellt, steht vom ersten Stadium der Entwicklung in Verbindung mit der einheitlichen Sternalplatte, da diese eben eine

Bildung jener ist. Durch Verknorpelung dieser beiden Teile in der Nähe der Platte gehen die Taschen mit der dorsalen und ventralen Lamelle und der sie trennenden Membran hervor. Und zwar setzt der Anfang der Verknorpelung der Taschen von der Platte aus ein, also im cranialen Teil derselben (Fig. 35). Die dorsale und die ventrale Sternumlamelle gehen der die Taschen im cranialen Teil abgrenzenden Membran in der Verknorpelung meistens voraus. Diese verknorpelt in den meisten Fällen ebenfalls von der einheitlichen Platte aus. Die Sternallamellen können ungleichzeitig verknorpeln; entweder

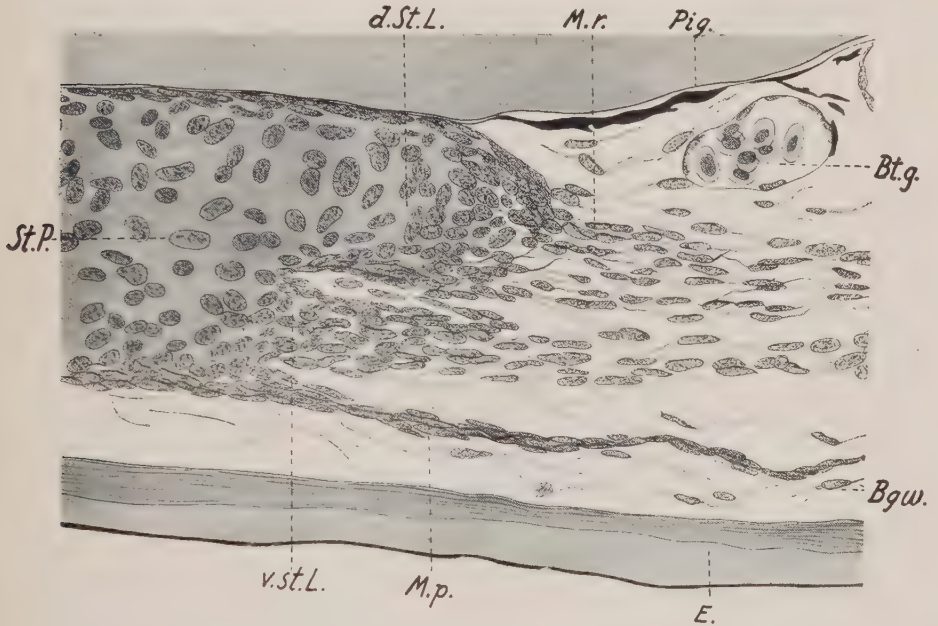


Fig. 35. Sagittalschnitt in der Nähe der Medianen durch die *Salamandra-atra*-Larve 28/2. Die Knorpelausscheidung greift von der einheitlichen Sternalplatte, *St. P.*, auf die Sternallamellen, *St. L.*, über. Die dorsale geht der ventralen Sternallamelle in der Verknorpelung voraus. *M. r.*, Musculus rectus; *M. p.*, Musculus pectoralis; *Bgw.*, Bindegewebsschicht zwischen dem Musculus pectoralis und der Epidermis, *E.*; *Pig.*, Pigment; *Bt. g.*, Blutgefäss.

geht die dorsale, wie beispielsweise in Fig. 35, der ventralen voraus oder umgekehrt. Der trennende Gewebsstreif kann von der Platte oder von den Lamellen aus verknorpeln. Eine zeitliche Differenz in der Verknorpelung der Lamellen und der trennenden Membran ist immer festzustellen. Letztere folgt in der Verknorpelung den Lamellen stets nach. Die Taschen sind also alleinige Bildungen der Linea alba resp. der Musculi recti, die dorsal und ventral vom Schultergürtel durchziehen.

Goette (1877) beschreibt die Bildung des Sternums wie folgt: „Während jene Platten (Coracoidea) zusammenrücken, entsteht in dieser Linea alba und zwischen den beiderseitigen Inscriptiones tendineæ, welche dicht

hinter dem Schultergürtel liegen, deren zwei Schenkel nach vorn zu einer Spitze zusammenstossen, eine Knorpelplatte. Auf dieser Knorpelplatte befestigt sich auch die von den Epicoracoidea herkommende Membran jederseits in einer schräg median und vorwärts verlaufenden Linie, so dass beide Ansatzlinien sich vorn schneiden." Und weiter: „Die Epicoracoide rücken zusammen, schlagen die Membran um ihre Ränder. Zu gleicher Zeit verknorpelt die Membran längs ihrer Ansatzlinien an der medianen Knorpelplatte der Linea alba."

In der Anlage der einheitlichen Sternalplatte deckt sich die Darstellung Goettes mit der obigen. Diese ist also nach diesem Autor costalen Ursprungs. Über die Bildung der Taschen weichen meine Beobachtungen beträchtlich von denen Goettes ab. Die Taschen sieht er als Abkömmlinge der Epicoracoide (Coracoide) an, d. h. sie sind eine Bildung der Membran, die von den Epicoracoiden (Coracoiden) herkommt. Die Bedeutung dieser Verbindungsmembran, wie sie Goette darlegt, ist keineswegs bewiesen. Die Membran kann ebenso gut mit der einheitlichen Sternalplatte in primären Zusammenhang gebracht werden. Die Membran wäre in diesem Fall eine Bildung dieser Platte, was nach der obigen Darstellung der Entwicklung der Taschen der Wirklichkeit besser entsprechen würde. Aber auch diese Auffassung dürfte nicht als einwandfrei taxiert werden, denn es kommt doch nicht auf dasselbe hinaus, ob zwei Teile eines Organs aus demselben Mutterboden entstehen, oder ob einer dieser Teile aus dem andern hervorgeht. Im ersten Fall sind die beiden Teile direkt aus dem gleichen Mutterboden hervorgegangen. Dies ist bei der Sternalplatte und den Taschen der Fall. Im zweiten Fall hätte sich der andere Teil auf indirektem Weg aus jenem entwickelt.

Die obige Darstellung gibt uns ein weit deutlicheres und verständlicheres Bild von der Bildung der Taschen und der Membran, als dies auf dem Wege der Goetteschen Erklärungsweise möglich ist. Einige Fragen, die unbedingt mit seiner Darstellung der genannten Teile in engem Zusammenhang stehen, sind unbeantwortet geblieben. Wie zum Beispiel entsteht die einheitliche Membran, wie er sie in der Tafelfigur (1877) darstellt, aus der paarigen Anlage der Epicoracoide (Coracoide)? Einheitlich ist die Membran, daran kann nicht gezweifelt werden. Es ist aber sehr schwer sich vorzustellen, wie eine elastische Membran aus zwei Teilen entstehen kann, die in ganz entgegengesetzter Richtung wachsen. Dies ist aber bei den Coracoiden der Fall. Ist die Membran, wie sie Goette anzunehmen scheint, von allem Anfang einheitlich, wie kann sie dann die paarigen Coracoide als Mutterboden haben? Der umgekehrte Vorgang ist sehr leicht verständlich und kommt in der Entwicklung auch häufig vor. Dieser andere von Goette angenommene Fall dürfte aber vereinzelt dastehen.

Wie ist die Verwachsung der Membran mit der einheitlichen Sternalplatte in der von Goette angegebenen Weise möglich, wenn diese noch

flächenartig zwischen den Coracoiden ausgedehnt ist? Sie muss in der auf einem Querschnitt des Sternums leicht feststellbaren Z-form an die Sternalplatte anwachsen, denn zu gleicher Zeit, wenn die Coracoide zusammenrücken, beginnt die Verknorpelung „längs ihrer Ansatzlinien an der medianen Knorpelplatte der Linea alba". Dies lässt sich ebensowenig vorstellen ohne Annahme irgendwelcher formenden Kräfte, die im Falle GOETTES sehr schwer zu finden wären.

Auf dem oben beschriebenen Entwicklungszustand (Fig. 35) sind die Coracoide und die Sternalteile noch weit voneinander getrennt. Auf Sagittalschnitten kann das leicht konstatiert werden. Zwei Wege zur Herstellung

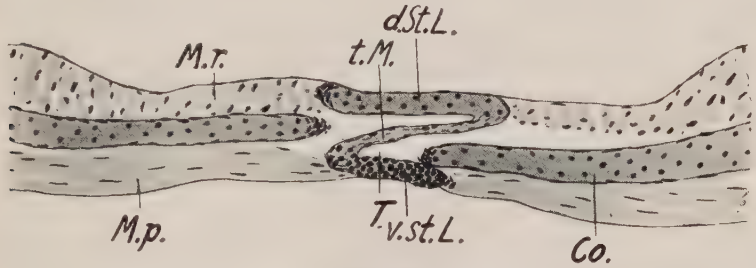


Fig. 36/1.

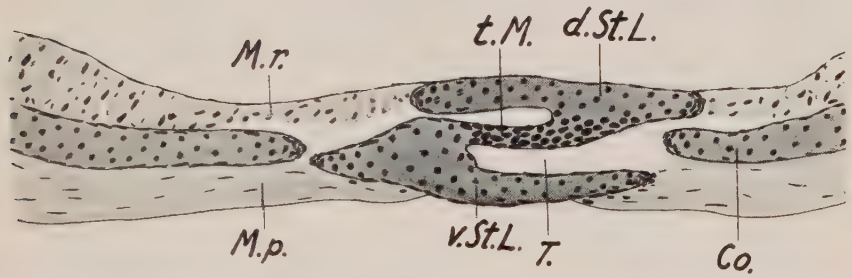


Fig. 36/2.

der definitiven Lagebeziehungen dieser beiden Teile liegen im Bereich der Möglichkeit:

1. Der sternale Knorpelkomplex kann eine Wanderung in seine definitive Lage unternehmen.
2. Die Summe der Wachstumsvorgänge der Coracoide und der Sternalteile kann das richtige Lagerungsverhältnis dieser beiden Teile zueinander herbeiführen.

GOETTE entscheidet sich für den ersten dieser beiden Wege, wenn er schreibt: „. . . dass der zwischen den Knorpellappen und den Epicoracoiden befindliche Teil der Membran sich mehr und mehr zusammenzieht, so dass die Epicoracoiden in unmittelbare Nähe der ersteren kommen." Dies ist möglich, ich vermute aber den letztgenannten Vorgang als das ursächliche Moment (Fig. 36). Dafür spricht die Entstehung des Sternums bei *Sala-*

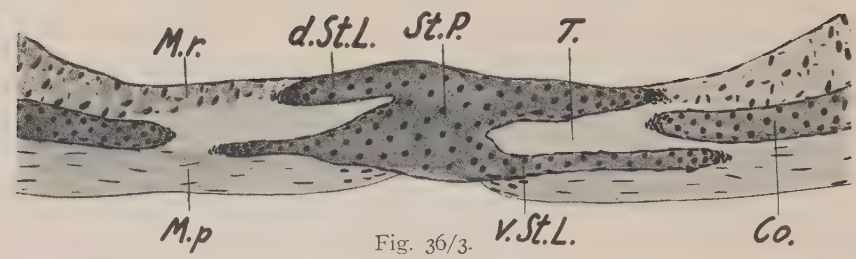


Fig. 36/3.

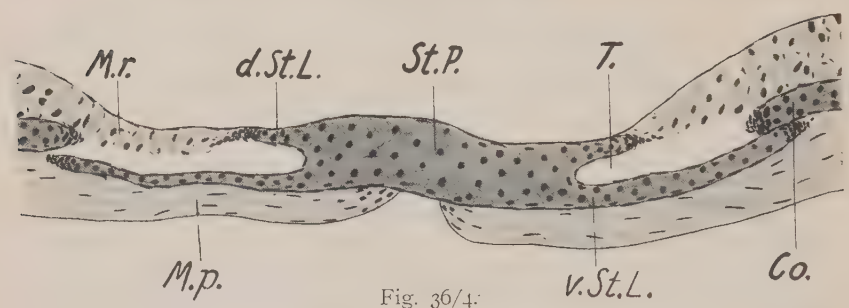


Fig. 36/4.

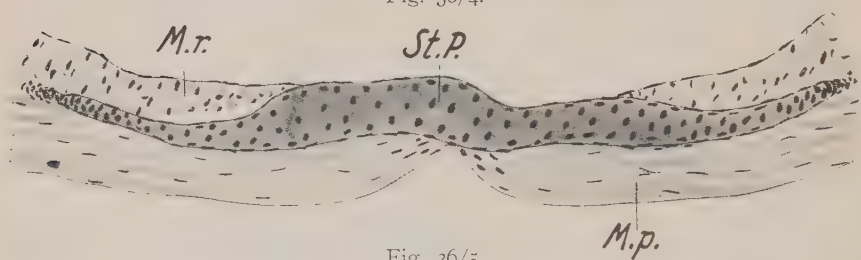


Fig. 36/5.

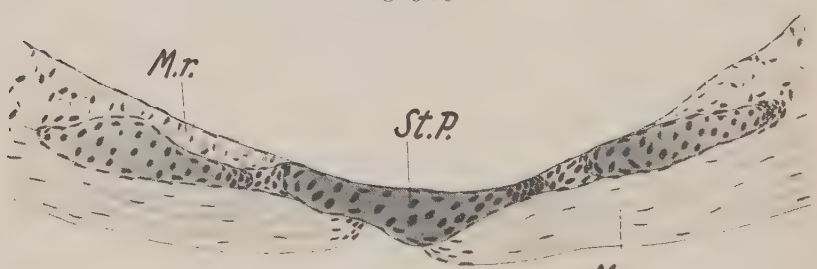


Fig. 36/6.

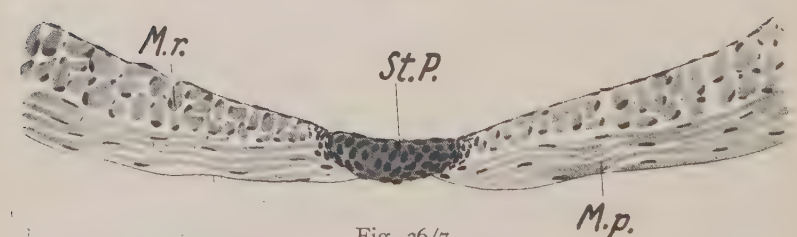


Fig. 36/7.

Fig. 36/1—7. Schematisierte Querschnitte durch das Sternum der *Salamandra-atra*-Larve 28/1 in cranio-caudaler Reihenfolge. Die Beziehungen der Coracoide mit dem Sternum sind intimere geworden als auf den vorhergehenden Stadien. Figurenerklärung siehe Fig. 9.

mandra maculosa Laur. und *Molge alpestris* Laur. Bei diesen Formen entsteht das Sternum relativ zur Zeit der Überschiebung der Coracoide spät. Die Coracoide überdecken einander in der Medianen schon mit einem grossen Stück, wenn das Sternum verknorpelt. Nach der Verknorpelung nimmt es gleich seine definitive Lage zu den Coracoiden ein. Es entsteht bei diesen Formen ontogenetisch an Ort und Stelle. Der Unterschied in der verspäteten Überschiebung der Coracoide oder die verfrühte Sternalanlage bei *Salamandra atra* Laur. ist auf das lange intra-uterine Leben zurückzuführen. Dieses gestattet wohl solche Abänderungen in der Reihenfolge der Entwicklung der Skelettelemente ohne spürbaren Nachteil, während die Larven der andern Arten für den Lebenskampf früher ausgerüstet sein müssen und deshalb den kürzern Weg in der Entwicklung einschlagen.

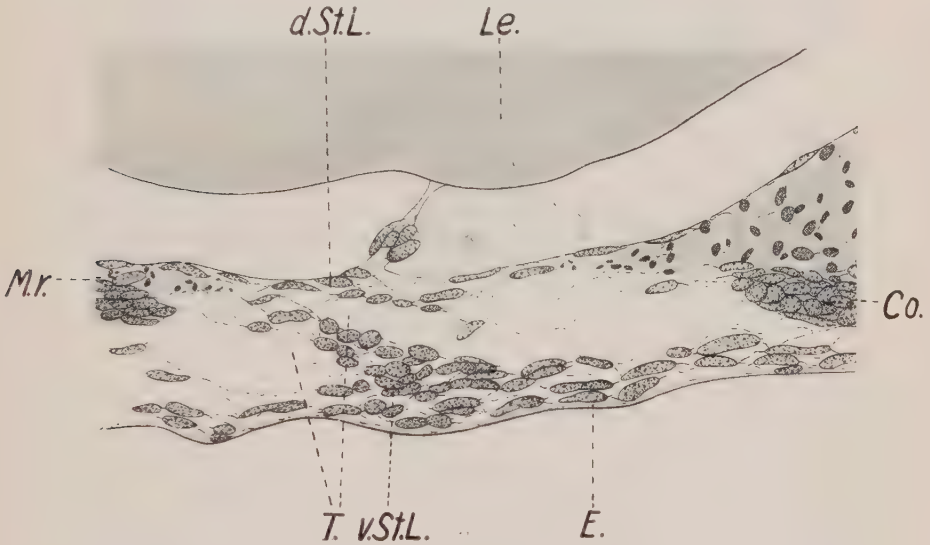


Fig. 37. Querschnitt durch die Taschengegend eines *Molge-alpestris*-Sternums auf mesenchymatösem Stadium. *Co.*, Coracoid; *d. & v. St. L.*, dorsale und ventrale Sternallamelle; *T.*, Taschen; *M. r.*, Musculus rectus, der Musculus pectoralis konnte noch nicht sichtbar gemacht werden; *E.*, Epidermis, die noch auf einem sehr primitiven Stadium der Entwicklung sich befindet; *Le.*, Leber.

B. *Die Entwicklung des Sternums von Molge alpestris Laur.*

Die Entwicklung des metazonalen Skelettelements von *Molge alpestris* Laur. weicht sehr wenig von derjenigen des entsprechenden Teils von *Salamandra atra* Laur. ab. Der Hauptunterschied liegt in der vorhin angeführten zeitlichen Entwicklungsdifferenz in bezug auf die Überschiebung der Coracoide. Die Behauptung, die eigentlichen Molche wiesen in der Bildung des Sternums grössere Schwankungen auf als das entsprechende Skelettelement von Salamandern, besteht auf Grund meiner Untersuchungen an *Molge*

alpestris wahrscheinlich nicht zu Recht. Ich untersuchte fünfzehn Larven von *Molge alpestris* Laur. und fand bei allen eine sehr ausgeglichene Bildung des Sternalelements. Jedenfalls sind die Abweichungen bei *Salamandra maculosa* Laur. grösser als bei *Molge alpestris*, was mit der grössern Konstanz in der Lagerung der Coracoide bei dieser Spezies übereinstimmt.

Die mesenchymatösen Stadien des metazonalen Skelettelements von *Molge alpestris* (Fig. 37 u. 38) zeigen grosse Ähnlichkeit mit dem entsprechenden Entwicklungszustand des *Salamandra-atra*-Sternums (Fig. 34).

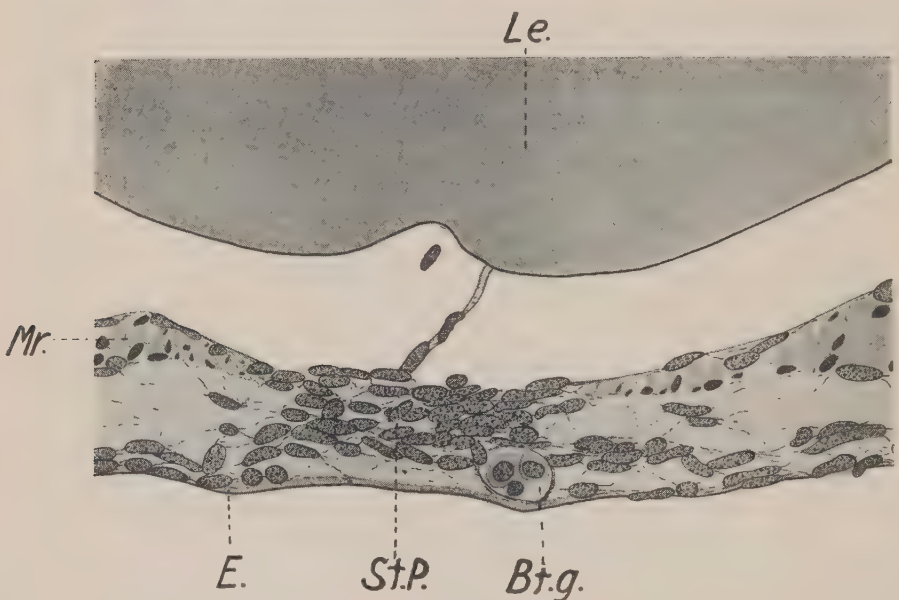


Fig. 38. Querschnitt durch die Sternalplatte desselben Individuums wie auf Fig. 37. *S. P.*, Sternalplatte; *Bt.g.*, Blutgefäss. Übrige Figurenerklärung siehe Fig. 37.

Fig. 37 stellt einen Schnitt durch die Taschenregion und Fig. 38 einen solchen durch die caudale Gegend des Sternums dar. Auch hier können wir in der Linea alba eine Kernagglomeration feststellen, die ebenfalls in gar keiner Beziehung steht mit den Coracoiden. In Fig. 37 sind sie noch festzustellen. Daraus erkennen wir, dass das metazonale Skelettelement dieser Spezies viel weiter cranialwärts entsteht. Die Epidermis befindet sich noch auf einer sehr primitiven Stufe, während die von *Salamandra atra* schon eine beträchtliche Mächtigkeit erreicht hat. Die ganze Bindegewebsschicht ist bedeutend schwächer entwickelt als das auf demselben Stadium des metazonalen Elements bei *Salamandra atra* der Fall ist. Der Musculus pectoralis ist noch nicht angelegt worden, d. h. er konnte mit Bleu de Lyon noch nicht sichtbar gemacht werden, was bei *Salamandra atra* auf diesem Entwicklungszustand der Fall war. Sehr gut ausgebildet sind dagegen der Musculus rectus und die ventrale Seitenrumpfmuskulatur. Diese ist im allgemeinen im Larven-

zustand bei *Molge alpestris* sehr gut entwickelt (Fig. 39). Zweifellos ist das eine Folge der freien Entwicklung der *Molge-alpestris*-Larven. Vergleichen wir die Fig. 37 u. 38 miteinander, so können wir eine frühere Anlage der Taschen im Verhältnis zu der caudalen, einheitlichen Sternalplatte feststellen, als das bei den entsprechenden Teilen von *Salamandra atra* der Fall war. Ebenso können wir eine viel frühere Verknorpelung der die Taschen im cranialen Teil trennenden Membran konstatieren (Fig. 40).

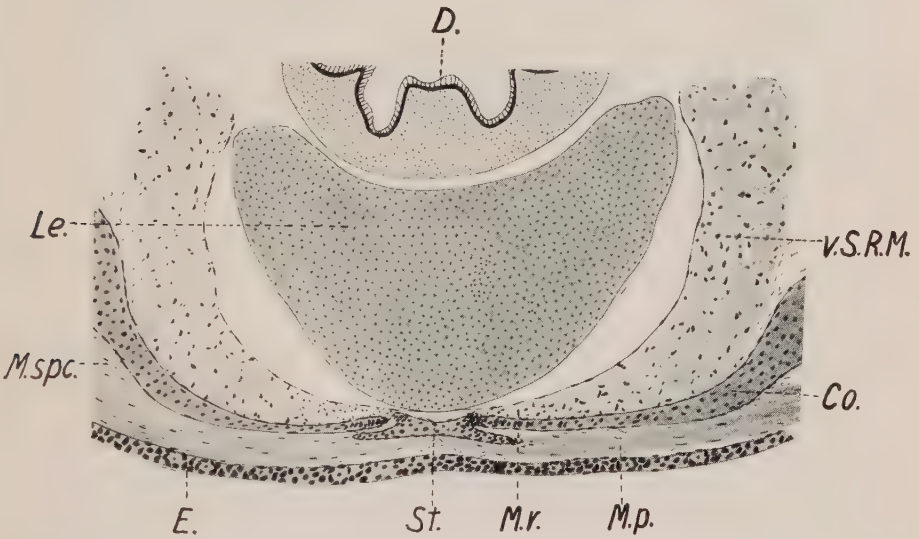


Fig. 39. Übersichtsbild einer *Molge-alpestris*-Larve, dargestellt durch einen Querschnitt in der Sternalregion. *Co.*, Coracoid; *St.*, Sternum; *M. r.*, Musculus rectus; *M. p.*, Musculus pectoralis; *M. spc.*, Musculus supracoracoideus; *v. S. R. M.*, ventrale Seitenrumpfmuskulatur; *E.*, Epidermis; *Le.*, Leber; *D.*, Darm.

Als hauptsächlichste Unterschiede können wir in der Entwicklung des metazonalen Skelettelements von *Salamandra atra* und *Molge alpestris* folgendes feststellen:

1. Das Sternum von *Molge alpestris* Laur. legt sich früher an als das entsprechende Skelettelement von *Salamandra atra* Laur. Das bezeugen: der Ausbildungszustand der Epidermis, die geringe Ausdehnung der Bindegewebsschicht und die im Verhältnis zum Entwicklungszustand des Sternums späte Anlage des Musculus pectoralis.

2. Das Sternum von *Molge alpestris* legt sich weiter cranialwärts an als dasjenige von *Salamandra atra.*

3. Die zeitlichen Entwicklungsdifferenzen in der Anlage und Verknorpelung der einheitlichen, caudalen Sternalplatte, der dorsalen und ventralen Taschenlamelle und der die Taschen im cranialen Teil trennenden Mem-

bran von *Salamandra atra* sind bei *Molge alpestris* so klein, dass von einer wesentlichen Verschiebung in der Anlage dieser Teile überhaupt nicht gesprochen werden darf.

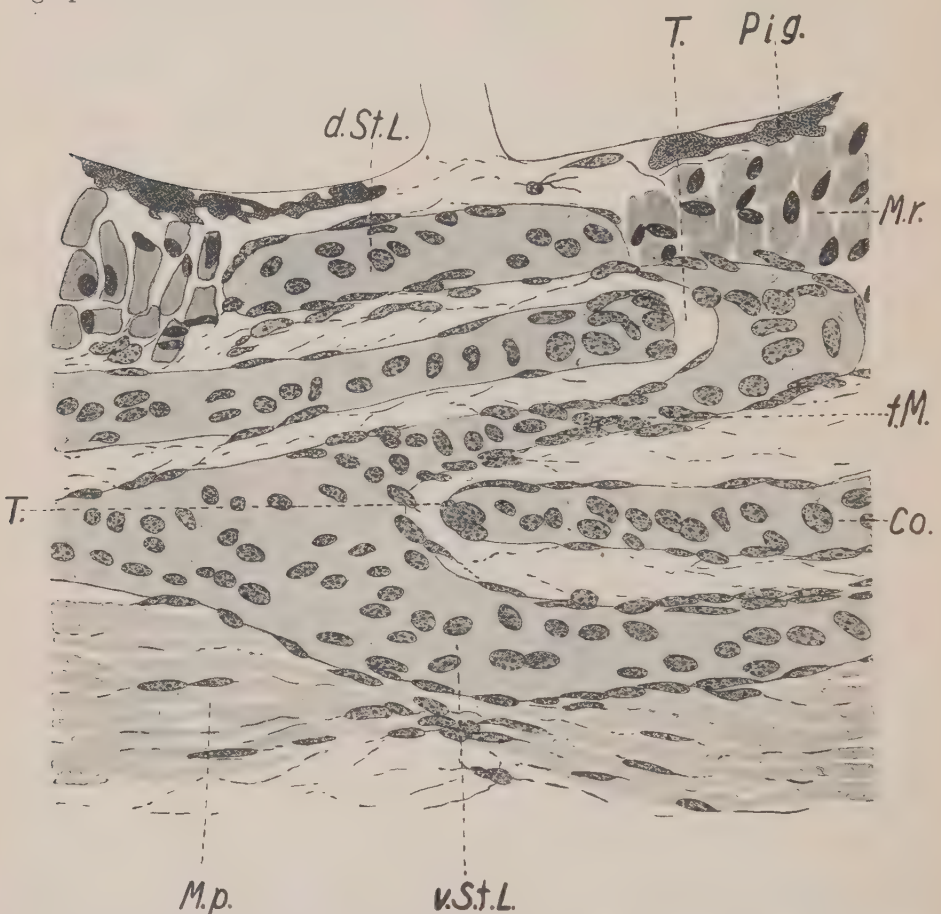
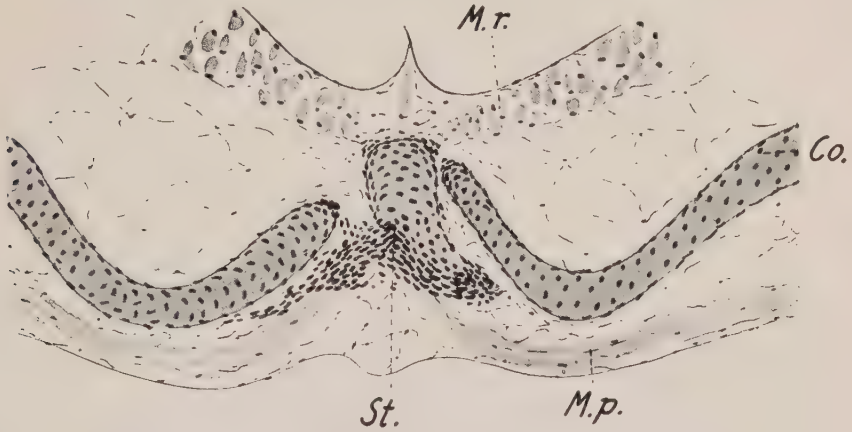


Fig. 40. Querschnitt durch die Taschenregion einer *Molge-alpestris*-Larve auf einem Entwicklungsstadium, wo die definitiven Lagebeziehungen der Coracoide, *Co.*, und des Sternums, *d. & v. St. L. & t. M.*, fast erreicht sind. *M. r.*, Musculus rectus; *M. p.*, Musculus pectoralis; *Pig.*, Pigment.

C. *Die Entwicklung des Sternums von Salamandra maculosa Laur.*

Das Sternum von *Salamandra maculosa* Laur. hat die häufigste ontogenetische Bearbeitung gefunden. Die Schwankungen, die diese Spezies in der Entwicklung dieses Skelettelements aufweist, machen sich auch in der Beschreibung der Autoren bemerkbar. GOETTE gibt eine ähnliche Darstellung der Bildung des Sternums von *Salamandra maculosa*, wie ich sie von *Salamandra atra* gegeben habe, nur mit dem Unterschied, dass er die Taschen als zonalen Ursprungs ansieht. Seine Ansicht wurde übrigens oben kritisch

Fig. 41/1—3. Schematisierte Querschnitte durch die Sternalanlage einer *Salamandra-maculosa*-Larve in cranio-caudaler Reihenfolge. *Co.*, Coracoid; *M. r.*, Musculus rectus; *M. p.*, Musculus pectoralis.



Auf Fig. 41/1 ist eine einheitliche Sternalanlage zu sehen, *St.* Auch das mesenchymatöse Blastem ventral vom verknorpelten Teil ist ganz einheitlich.

Fig. 41/2. Die im cranialen Teil einheitliche Sternalanlage hat sich getrennt. Das linke Knorpelstäbchen, *K. st. l.*, steht in inniger Beziehung mit dem Coracoid, während das rechte, *K. st. r.*, vollständig von jenem getrennt ist.

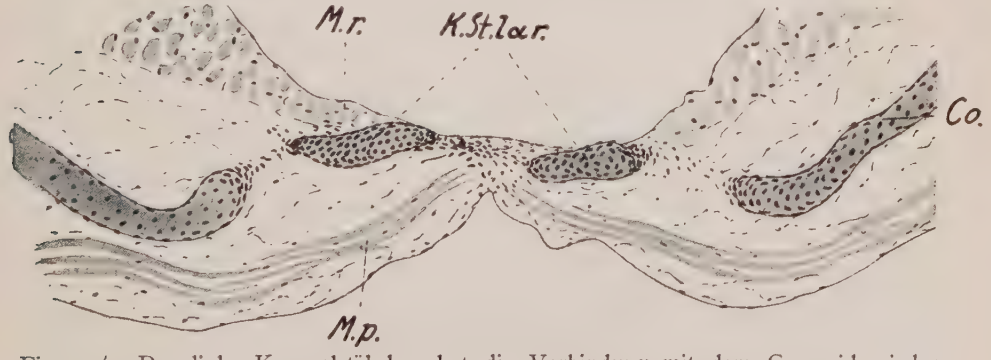


Fig. 41/3. Das linke Knorpelstäbchen hat die Verbindung mit dem Coracoid wieder gelöst. Die Sternalanlage ist von den Coracoiden vollständig getrennt.

betrachtet. WIEDERSHEIM (1892) beschreibt eine paarige Anlage dieses Sternums. Es ist nach ihm eine Verknorpelung des Musculus rectus. Die Linea alba hat auf diesem Stadium eine breite Ausdehnung und besteht aus vascularisiertem Mesoblastgewebe. Er vertritt die Ansicht der costalen Abstammung des Sternums von *Salamandra maculosa*.

Ich beobachtete auf Schnittserien durch zehn Larven, die alle in die Entwicklungsstadien des Sternums fallen, neunmal einen Bildungsgang, der sehr gut mit dem des Sternums von *Salamandra atra* übereinstimmt. Der Unterschied lag in der fast gleichzeitigen Verknorpelung der Taschen mit der einheitlichen, caudalen Sternalplatte. Auf keinen Fall erreicht diese Platte eine so grosse Dimension vor der Bildung der Taschen wie beim Sternum von *Salamandra atra*. Das darf auf die Druckverhältnisse im Uterus zurückgeführt werden. Eine breite Sternalplatte würde sehr viel Platz in Anspruch nehmen. Darin liegt vielleicht auch die Ursache zum Entwicklungsgang des Sternums, wie ihn WIEDERSHEIM (1892) beobachtete. In einem Fall konnte ich eine ähnliche Bildung des Sternums entdecken.

Zwischen den umgebogenen, ventralen Coracoidenden ist auf den Schnitten durch den cranialsten Teil der Sternalanlage eine einheitliche, mit wenig Knorpelgrundsubstanz versehene Kernmasse zu sehen (Fig. 41/1). Die Anlage ist von den Coracoidenden ganz getrennt. Weiter nach hinten teilt sich dieser einheitliche Knorpelkomplex in zwei deutlich getrennte Knorpelstäbchen (Fig. 41/2). Das linke Stäbchen tritt mit dem entsprechenden Coracoid in innige Beziehung, so dass bei Betrachtung dieses Schnittes allein die Abstammung vom Coracoid klar auf der Hand liegen würde. Die kernreiche Schicht des Perichondriums ist hier gar nicht vorhanden. Die Kerne, die sonst alle in Richtung des Verlaufs der Coracoide gelegen sind, besitzen nicht diese typische, langgestreckte Spindelform wie gewöhnlich, sondern nehmen einen rundlichen Kontur in dieser Gegend an. Das rechte Stäbchen ist auf diesem Schnitt hingegen deutlich vom Coracoid getrennt (Fig. 42). Caudal von dieser Stelle löst auch das linke Stäbchen sein Verhältnis zum Coracoid (Fig. 41/3). Der Abstand der beiden Knorpelstäbchen wird nach hinten immer grösser; sie schmiegen sich eng an die Coracoidränder an, die gegen hinten divergieren.

WIEDERSHEIM (1892), der eine solche Schnittserie, wie ich sie eben beschrieb, abbildete, deutete die vorn zusammenhängenden und nach hinten divergierenden Knorpelstäbchen als vollständig voneinander getrennt angelegte Sternumteile. Auf seiner Abbildung sind diese Gebilde am cranialen Ende ebenso einheitlich wie auf meiner diesbezüglichen Schnittserie. Er hat die Anlagen danach am vordern Ende also nie vollständig getrennt gesehen und besitzt infolgedessen keine Berechtigung, die Bildung des Sternums von einer paarigen Anlage aus anzunehmen.

Diese Art der Sternumbildung muss als Abweichung vom normalen Gang der Entwicklung angesehen werden. Die von *Salamandra atra* beschriebene ist die natürliche. Und deshalb scheint mir die Verallgemeinerung dieser andern Entwicklungsform, wie es WIEDERSHEIM getan hat, etwas gewagt.

Einige Fragen, die sich aus der eben beschriebenen Darstellung und den dazugehörigen Figuren ergeben, müssen noch, soweit es mir möglich ist, beantwortet werden.

Fig. 42. Der Querschnitt durch die Sternalanlage einer *Salamandra-maculosa*-Larve, wie ihn Fig. 41/2 darstellt vergrössert. Figurenerklärung siehe dort.

1. Darf nun die streckenweise Verbindung des linken Knorpelstäbchens mit dem Coracoid als Hinweis auf eine coracoidale Herkunft der Taschen des Sternums gedeutet werden?

Die Antwort kann ganz oberflächlich einmal aus der Seltenheit der Erscheinung, mit der sie auftritt, negativ gegeben werden. Weiter spricht die Stelle der Verbindung nicht im Sinne eines einmal bestandenen, entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhangs des ganzen Knorpelstäbchens mit dem Coracoid. WIEDERSHEIM nimmt die Verschmelzung der Stäbchen von vorn nach hinten an. Also müsste das Knorpelstäbchen in seinem hintern Teil noch in Beziehung zum Coracoid stehen. Wäre die umgekehrte Verlaufsrichtung der Verwachsung vorhanden, so müsste das Stäbchen im cranialen Teil mit dem Coracoid in Verbindung stehen, was mit den Beobachtungen auch nicht übereinstimmt. Aus der Art der Entstehung des Sternums bei *Salamandra atra*,

Molge alpestris und in den meisten Fällen auch bei *Salamandra maculosa* muss geschlossen werden, dass die Beziehung des linken Knorpelstäbchens mit dem Coracoid eine sekundäre Erscheinung darstellt. Die Beziehungen zwischen diesen beiden Teilen sind auch im normalen Entwicklungsgang von *Salamandra maculosa* viel intimere als das bei *Salamandra atra* der Fall ist (Fig. 43). In diesem in der Nähe der Medianen durchgeführten Sagittalschnitt sind aber die Coracoide vom sternalen Element durch eine typische Schicht des Perichondriums getrennt. Dasselbe ist in Fig. 44 zu sehen. Die Figuren weichen mit Ausnahme der innigeren Beziehung des Sternums mit den Coracoiden sehr wenig von denen, die die Entwicklung des metazonalen

Fig. 43. Sagittalschnitt in der Nähe der Medianen durch die Sternalregion einer *Salamandra-maculosa*-Larve. Dieses Individuum steht ungefähr auf gleicher Stufe der Sternumentwicklung wie dasjenige auf Fig. 35. *St. P.*, Sternalplatte; *t. M.*, trennende Membran; *Co.*, Coracoid; *M. r.*, Musculus rectus; *M. p.*, Musculus pectoralis; *E.*, Epidermis; *Le.*, Leber.

Elements von *Salamandra atra* darstellen, ab. Ich kann deshalb die Beschreibung dieser Figuren unterlassen. Es geht daraus ohne weiteres hervor, dass das Sternum von *Salamandra maculosa* eine alleinige Bildung der Linea alba resp. des Musculus rectus ist, es hat also den gleichen Mutterboden wie die Rippen. Es ist costalen Ursprungs, obschon es zu keiner Zeit der Entwicklung mit den Rippen in Verbindung steht.

2. Welchen Teil des Sternums bilden jene Knorpelstäbchen?

Soweit die Coracoide in ihrem caudalen Verlauf sich noch übereinanderschieben, also vor dem Sternum, ist die gewöhnliche Membrana sterno-coracoidea zu sehen, die sich zwischen den dünnen Coracoidenden ausspannt und diese stark umbiegt. Gegen das Sternum hin wird diese Membran kernreich und bald ist auch Knorpelgrundsubstanz in ihr zu sehen (Fig. 41/1). Die

Coracoide erreichen jetzt einander in der Medianen nicht mehr. Im weitern caudalen Verlauf schmiegen sich die Knorpelstäbchen, wie oben bemerkt, an die Coracoidenden an und umfassen diese ventral. An der dorsalen Seite der Stäbchen inseriert der Musculus rectus internus, der später bei vollständiger Ausbildung des Sternums auf einer kleinen Strecke bei der Insertionsstelle verknorpelt und die Taschen des Sternums bilden hilft. Die Knorpel-

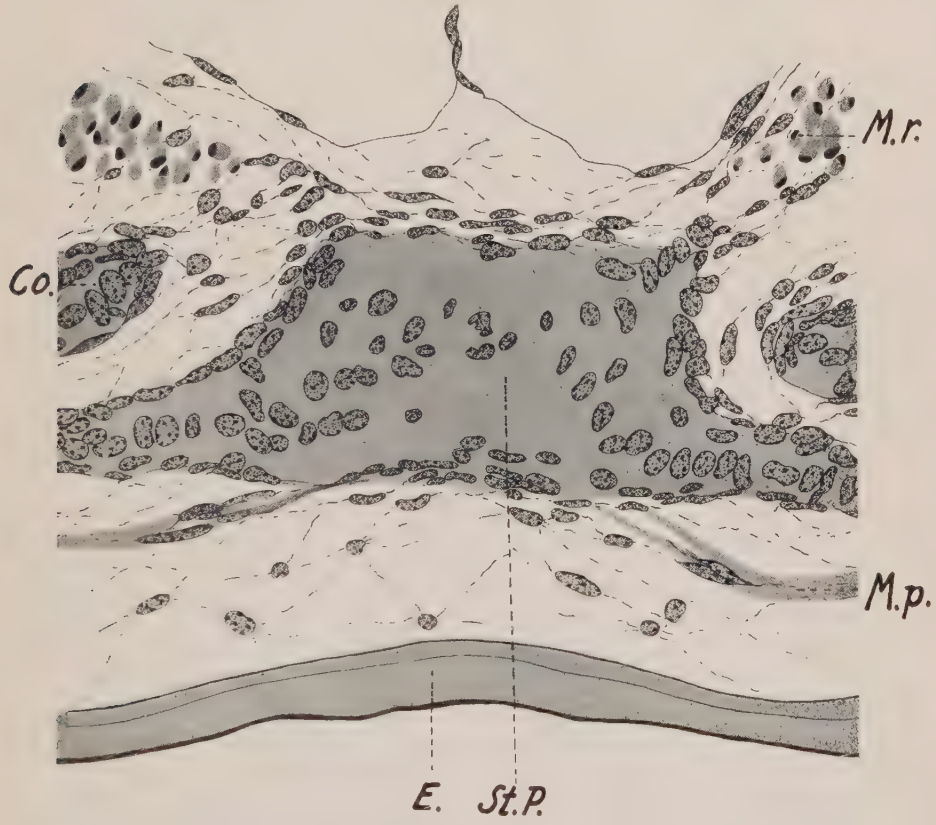


Fig. 44. Querschnitt durch die Sternalregion einer *Salamandra-maculosa*-Larve. St. P., Sternalplatte; *Co.*, Coracoid; *M. r.*, Musculus rectus; *M. p.*, Musculus pectoralis; *E.*, Epidermis.

plättchen stellen also die caudalen, ventralen Teile der Taschen dar. Diese werden bei diesem Individuum vor der einheitlichen Platte gebildet. Diese Entwicklungsfolge der Sternalteile ist nicht die Norm, scheint aber aus den oben angeführten Gründen leicht begreiflich.

Das Sternum der Salamandrinen ist also ein Produkt der Linea alba resp. des Musculus rectus. Die Teile dieses metazonalen Elements bilden sich bei dieser Urodelengruppe in einer bestimmten Reihenfolge:

1. die einheitliche, caudale Sternalplatte. Sie ist also der älteste Teil des Salamandersternums;

2. die dorsale und ventrale Taschenlamelle. Diese verknorpeln von der Sternalplatte aus;
3. die die Taschen im cranialen Teil trennende Membran.

Während die zeitliche Entwicklungsdifferenz von der Bildung der Sternalplatte bis zur Anlage der Taschen bei *Salamandra atra* gross ist, werden diese Teile bei *Salamandra maculosa* und *Molge alpestris* fast gleichzeitig angelegt.

Diese Erscheinung muss ihren Beweggrund in der frühern arciferen Stellung der Coracoide bei *Salamandra maculosa* und *Molge alpestris* haben. Die Bildung der Taschen ist eine Funktion der Coracoidstellung. Wahrscheinlich wird durch den Druck der Coracoide auf die Membran die Verknorpelung in derselben ausgelöst.

Vergleichen wir das zeitliche Auftreten der einzelnen Sternalteile in der Entwicklung eines Salamandrinensternums mit der phylogenetischen Entstehung des Urodelensternums, so können wir die Feststellung machen: Die Entwicklung des Salamandrinensternums wiederholt die Entwicklung dieses Skelettelements von seinen Anfängen, wie sie uns in den Knorpelstreifen von *Menobranchus* entgegentreten, bis zur völligen Ausbildung bei den Salamandrinen.

5. ZUSAMMENFASSUNG DES ONTOGENETISCHEN TEILS.

1. Die drei Teile des Schultergürtels bilden sich in folgender Reihenfolge: Scapula, Coracoid, Procoracoid. Das Procoracoid steht im vorknorpeligen Zustand mit der Scapula auf grosser Fläche in Verbindung, während die Verbindung mit dem Coracoid nur durch ein schmales Bändchen bewerkstelligt wird. Dadurch können im Procoracoid entgegen der GOETTEschen Auffassung auch coracoidale Elemente gesucht werden. Die Anlage des Schultergürtels ist schon vor der Verknorpelung durch eine Membran in der Schultergürtelgegend angedeutet. Diese verknorpelt in der Gegend der oben angegebenen Skeletteile, während sie im Gebiet der Membrana obturatoria erhalten bleibt.
2. Die Membrana sterno-coracoidea ist eine Bildung der Linea alba. Sie hat durch die Wachstumsverhältnisse der Coracoide ihre Form erhalten. Caudalwärts geht sie in die Scheidewand der Taschen des Sternums über und ist an der Ansatzstelle des sternalen Skelettelements verknorpelt. Die Verbindung mit den Coracoiden ist ein sekundärer Vorgang.
3. Das Sternum ist ebenfalls eine alleinige Bildung der Linea alba, also costalen Ursprungs. Die caudale, einheitliche Platte verknorpelt zuerst, ihr folgen dann die dorsale und die ventrale Lamelle in der Verknorpelung nach. Die zeitliche Differenz in der Bildung dieser beiden Teile ist bei *Salamandra atra* Laur. am grössten, während sie bei *Salamandra maculosa* Laur.

und *Molge alpestris* Laur. fast verschwindet. Bei *Salamandra atra* wird das Sternum auch weiter hinten angelegt als bei den beiden andern Arten der Salamandrinen. Diese Unterschiede sind auf die längere Dauer des intrauterinen Lebens der *Salamandra-atra*-Larven zurückzuführen. Damit in Zusammenhang steht der frühere Gebrauch des Schultergürtels von *Salamandra-maculosa*-Larven, die ein Jahr im Uterus verharren, und von *Molge-alpestris*-Larven, die eine freie Entwicklung besitzen.

6. VERGLEICH DER ONTOGENIE DER METAZONALEN SKELETTELEMENTE BEI DEN URODELEN UND DEN ANUREN.

Die metazonalen Skelettelemente der Urodelen- und Anurengruppe haben in vergleichend-anatomischer Hinsicht die lebhaftesten Diskussionen ausgelöst. Es handelt sich hauptsächlich um die Sternalverhältnisse der Salamandrinen und von *Bombinator,* da diese Vertreter am häufigsten auf diese Verhältnisse hin untersucht wurden. Das *Bombinator*sternum ergibt in seinen Taschenbildungen auch die besten Vergleichspunkte mit den entsprechenden Zuständen der Salamandrinen. Alle Autoren haben eine Homologie im Vergleich dieser zwei Sterna herausgefunden. Goette (1877) vergleicht das Hyposternum der Raniden mit der einheitlichen Sternalplatte der Salamandrinen. In beiden Fällen erkennt er diesen Bildungen die Bedeutung eines wirklichen Sternums nicht zu, da sie zu keiner Zeit der Ontogenese in Verbindung mit Rippen stehen. Das *Bombinator*sternum setzt er mit seiner Auffassung, wonach die Hörner als bauchrippenähnliche Bildungen anzusprechen seien, ausser jeden Vergleich. Die Verwirrung, in der sich Goette beim Vergleich des Urodelen- und des Anurensternums befindet, prägt sich in seinen weitern Ausführungen aus. Er findet in den ventralen Verknorpelungen der Inscriptiones tendineæ bei *Menobranchus* und *Menopoma* homologe Gebilde zu den Hörnern von *Bombinator.* Diese stimmen nach ihm mit den Bauchrippen überein. Die genau gleichen Bildungen aber vergleicht er mit dem Hyposternum der Raniden, das nach ihm einen andern Ursprung hat. Dadurch wäre er logischerweise gezwungen, entweder ein Sternum aus bauchrippenähnlichen Gebilden, die er den Bauchrippen gleichsetzt, oder ein Hyposternum anzunehmen. Er tut keins von beiden, sondern legt diesen Knorpeln einen untergeordneten Wert bei. Die Kritik von Gegenbaur (1876) ist nicht zu scharf. Er führt uns eine ganze Reihe von Sterna auf, die Goette in seiner „Entwicklungsgeschichte der Unke" herausgefunden zu haben glaubt:

1. ein claviculares Sternum;
2. ein coracoidales Sternum;
3. ein costales Sternum;
4. ein von Bauchrippen gebildetes Sternum;
5. ein Hyposternum.

Es ist nicht notwendig, auf jedes einzelne Sternum einzugehen, es ist ihrer genügend von den Autoren gedacht worden (GEGENBAUR, 1876, WIEDERSHEIM, 1892, DE VILLIERS, 1922, usw.).

WIEDERSHEIM (1892) spricht von einer „prinzipiellen Übereinstimmung des *Bombinator*- und Urodelensternums". Der einzige Unterschied beruht auf der zeitlich getrennten Anlage der Hauptplatte, die er Pars dorsalis nennt, einerseits und den Seitenlamellen (Pars ventralis) anderseits. „Dass es bei Raniden im Gegensatz zu Urodelen und *Bombinator* nicht zu jenen Lamellen- und Taschenbildungen kommt, beruht, wie klar ersichtlich, auf den in den Wachstumsgesetzen begründeten mechanischen Ursachen. Wit andern Worten, da es sich hier nicht um eine Überschiebung der Coracoide handelt, so kann auch das fibröse und später verknorpelnde Zwischengewebe nicht jene Verziehung erfahren. Unter ganz denselben Gesichtspunkt fällt das taschenlose Sternum von *Menobranchus*."

WIEDERSHEIM findet also eine völlige Homologie in den Sternalverhältnissen der Anuren und Urodelen. GOETTE bekommt schliesslich durch die Auffassung der zonalen Abstammung der Blättchen des *Bombinator*sternums und der Taschen des entsprechenden Skelettelements der Salamandrinen eine ebenso schöne Homologie in der Entwicklung dieser beiden Teile des Brustschulterapparates dieser beiden Formen, denn bekanntlich sind die Hörner von *Bombinator* und die einheitliche caudale Sternalplatte von *Salamandra maculosa,* trotz seiner grossen Unklarheit in der Auffassung über die Herkunft dieser Teile, gleichen Ursprungs.

Die Ansicht von WIEDERSHEIM, dass das Sternum der Amphibien ein rein costales Gebilde sei, erlitt durch den Beweis der zonalen Abstammung der Blättchen des *Bombinator*sternums durch DE VILLIERS eine Einschränkung. Die Homologie zwischen dem *Bombinator*- und dem Urodelensternum wurde mit einem Schlag vernichtet. Die Ansicht von GOETTE wurde dadurch bestärkt. Eine Neubearbeitung des Urodelensternums wurde notwendig, da GOETTE bekanntlich die Taschen des Urodelensternums sich ebenso in der Membran bilden sieht, die mit den Coracoiden in Zusammenhang steht, wie die Blättchen von *Bombinator.* Die Zugehörigkeit jener Membran zu den Coracoiden stellte sich bei den Urodelen als blosse Annahme heraus. Ich vermute, dass diese Membran bei den Anuren ebenso eine Bildung der Linea alba ist wie bei den Urodelen. Die Membranverhältnisse in der Sternalregion der Anuren sind noch wenig bekannt. Vielleicht sind die Knorpelfortsätze des Ranidensternums zwischen die Epicoracoide hinein, wie sie BRAUS (1919) beobachtet hat, nichts anders als Verknorpelungen der Linea alba. Dann könnten in diesen Verknorpelungen die homologen Stücke zu den Taschen des Urodelensternums gesucht werden.

Als unumstössliche Tatsache steht die Homologie der caudalen, einheitlichen Platte des Urodelensternums, der Hörner des *Bombinator*- und des

caudal vom Gürtel gelegenen einheitlichen Stückes des Ranidensternums fest. Die Taschen des Urodelensternums entsprechen aber nicht den Blättchen des Sternums von *Bombinator*.

Die zonale Herkunft der Blättchen des *Bombinator*-Sternums steht in der Reihe der Aglossa und der Arcifera vereinzelt da. Die ontogenetischen Untersuchungen von *Xenopus* unter den Aglossa und *Alytes* und *Hyla* unter den Arcifera von DE VILLIERS haben aber eine rein costale Herkunft der Blättchen ergeben, so dass also die Folgerung berechtigt erscheint, *Bombinator* sei in der Entwicklung der Blättchen vom normalen Weg abgewichen. Um die Homologieverhältnisse zwischen dem Urodelensternum und den Sterna der Arcifera vollständig aufzuklären, bedarf es noch weiterer Untersuchungen dieses Skelettstückes an möglichst vielen Vertretern der Gruppe der Arcifera. Es scheint mir aber, dass die teilweise Abstammung des Arciferasternums von zonalen Elementen eine seltene Erscheinung in der Reihe der Arcifera darstellt.

LITERATURVERZEICHNIS.

1919. ABEL, O. Die Stämme der Wirbeltiere. Berlin und Leipzig.

1926. BISCHLER, V. L'influence du squelette dans la régénération et les potentialités des divers territoires du membre chez Triton cristatus. Rev. suisse Zool. Vol. 33.

1915/16. BOLKAY, St. J. Beiträge zur Osteologie einiger exotischer Ranidæ. Anat. Anz. Bd. 48.

1882. BOULENGER, G. A. Catalogue of the Batrachia gradientia s. caudata and salientia s. acaudata in: The collection of the British Museum. 2nd Ed. London.

1896. — Sur le Bombinator pachypus Bonaparte et sa var. breviceps Blasius. Boll. Mus. Zool. Anat. Torino. T. 11. No. 261.

1899. — On Hymenochirus, a new Type of Aglossal Batrachians. Ann. Mag. Nat. Hist. Vol. 4. Ser. 7.

1900. — Descriptions of new Batrachians and Reptiles from the Larut Hills, Peirak. Idem. Vol. 6. Ser. 7.

1926. v. BRAUNMÜHL, A. Über einige myelo-lymphoide und lympho-epitheliale Organe der Anuren. Ein Beitrag zur Morphologie des Iugularkörperchens, des Corpus propericordiale und Corpus procoracoidale, sowie der Kiemenhöhlenkörperchen von Rana temporaria. Zeitschr. mikr.-anat. Forsch. Bd. 4.

1906. BRAUS, H. Die Entwicklung der Form der Extremität und des Extremitätenskeletts. O. Hertwig, Handbuch vergl. exp. Entwicklungsl. Wirbelt. Bd. 3. II a.

1909. — Gliedmassenpfropfung und Grundfragen der Skelettbildung. Morph. Jahrb. Bd. 39.

1919. — Der Brustschulterapparat der Froschlurche. Sitzungsb. Heidelberger Akad. Wissensch. Heidelberg. Abt. B. Abh. 15.

1892. BREHM, A. E. Die Kriechtiere und Lurche (Tierleben). 3. Auflage. Bd. 7. Leipzig und Wien. 4. Aufl. 1912. Bearb. von F. WERNER.

1811. BREYER, J. G. Observationes anatomicæ circa fabricam Rana pipæ. Inaug. Diss. Berolini.

1853. BRUCH, C. Ueber die Entwicklung der Clavicula und die Farbe des Blutes. Zeitschr. wissensch. Zool. Bd. 4.

1910. Bütschli, O. Vorlesungen über vergleichende Anatomie. 1. Bd. Leipzig.
1910. Claus, C., und Grobben, K. Lehrbuch der Zoologie. 2. Aufl. Marburg.
1891. Credner, H. Die Urvierfüssler des sächsischen Rotliegenden. Berlin.
1809. Cuvier, G. Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Herausgegeben v. Duméril. 1. Teil. Uebersetzt v. J. H. Froriep und J. F. Meckel. Leipzig.
1824. — Recherches sur les ossemens fossiles. Paris.
1920. Daiber, M. Das Bauchrippensystem von Sphenodon (Hatteria) punctatus Gray. Anat. Anz. Bd. 53.
1901. Döderlein, L. Das Gastralskelett (Bauchrippen und Parasternum) in phylogenetischer Beziehung in: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Heft 3. Frankfurt a. M. Abh. Senckenb. nat. Ges. Bd. 26.
1835. Dugès, A. Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leur différents âges. Acad. Sc. Inst. nat. France. Sc. math. phys. T. 6.
1887. Ecker, A. Die Anatomie des Frosches. I. Abtlg. 2. Auflage. Knochen- und Muskellehre. Braunschweig.
1893/95. Eisler, P. Die Homologie der Extremitäten. Abh. naturf. Gesellsch. Halle. Bd. 19. Heft 3 u. 4.
1889 u. 1901. Fritsch, A. Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens (Stegocephali). Bd. 2 u. 4. Prag.
1912. Fuchs, H. Über die Beziehungen zwischen den Theromorphen Cope's bezw. den Therapsiden Broom's und den Säugetieren erörtert auf Grund der Schädelverhältnisse. Nebst einem weitern Beitrag zur Frage der Homologie des Kiefergelenkes und der morphologischen Bedeutung des Squamosums. Zeitschr. Morph. Anthrop. Bd. 14.
1922. — Über den Schultergürtel der Amphibia anura nach Untersuchungen am braunen Grasfrosch (Rana fusca). 1. Suprascapulare und Cleithrum, Procoracoid und Thoracale (Clavicula). Zeitschr. Morph. Anthrop. Bd. 22.
1924. — Über den Schultergürtel der Amphibia anura nach Untersuchungen am braunen Grasfrosche (Rana fusca). 2. Cartilago procoracoidea und Os thoracale („Clavicula"). Idem. Bd. 24.
1925. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates der Wirbeltiere. 4. Mitteilung: R. Zumpe: Untersuchungen an den Schlüsselbeinen älterer Embryonen von Talpa europæa. Idem. Bd. 25.
1926. — Von der Glandula interposita s. Glandula inclusa des Frosches (ein neues Organ), nebst einigen Bemerkungen über die Gewebe und Drüsen im allgemeinen. Anat. Anz. Bd. 61.
1926. — Von dem Vorkommen der Glandula interposita bei den einheimischen Batrachiern (Amphibia anura). Idem. Bd. 63.
1927. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie des Brustschultergürtels der Wirbeltiere. Siebente Mitteilung: Von den Fenstern im ventralen Abschnitt des Schultergürtels der Landwirbeltiere, insbesondere der Amphibien, Saurier und Testudinaten. Nebst Bemerkungen über die Begriffe „Homologie" und „Blastem". Idem. Bd. 64.
1928. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie des Brustschultergürtels der Wirbeltiere. Achte Mitteilung: Von Verschiedenheiten der Gestalt des Præzonale am Brustschultergürtel der Froschlurche und ihrer systematischen Bedeutung. Idem. Bd. 65.
1873/74. Fürbringer, M. Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. Jena. Zeitschr. Med. Naturw. Bd. 7 u. 8.

1900. Fürbringer, M. Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. Idem. Bd. 34.

1882. Gadow, H. Untersuchungen über die Bauchmuskeln der Krokodile, Eidechsen und Schildkröten. Morphol. Jahrb. Bd. 7.

1896. Gaupp, E. Die Anatomie des Frosches. 1. Abtlg. III. Auflage. Braunschweig.

1862. Gegenbaur, C. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig.

1864. — Ein Fall von erblichem Mangel der Pars acromialis claviculæ mit Bemerkungen über die Entwicklung der Clavicula. Jena. Zeitschr. Med. Naturw. Bd. 1.

1864. — Ueber die episternalen Gebilde und ihr Vorkommen bei Säugetieren und beim Menschen. Idem. Bd. 1.

1865. — Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. II. Heft: Der Schultergürtel der Wirbeltiere. Leipzig.

1867. — Ueber primäre und sekundäre Knochenbildungen mit besonderer Beziehung auf die Lehre vom Primordialcranium. Jena. Zeitschr. Med. Naturw. Bd. 3.

1870. — Grundzüge der vergleichenden Anatomie. Leipzig.

1876. — Einige Bemerkungen zu Goettes „Entwicklungsgeschichte der Unke als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbeltiere". Morphol. Jahrb. Bd. 1.

1895. — Clavicula und Cleithrum. Idem. Bd. 23.

1898. — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 1. Leipzig.

1925. van Gelderen, Chr. Die Entwicklung des Brustschulterapparates bei Sauriern. Anat. Anz. Bd. 59.

1895. Göppert, E. Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen. Morphol. Jahrb. Bd. 23.

1896. — Die Morphologie der Amphibienrippen. Festschrift f. Gegenbaur. Bd. 1.

1875. Goette, A. Die Entwicklungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus) als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbeltiere. Leipzig.

1877. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Skelettsystems der Wirbeltiere. Arch. mikr. Anat. Bd. 14.

1902. — Lehrbuch der Zoologie. Leipzig.

1927. Gräper, L. Entwicklungsmechanik der Wirbeltierextremitäten. Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch. Bd. 27.

1927. Guyénot, E. B. Le problème morphogénétique dans la régénération des Urodèles: détermination et potentialités des régénérats. Rev. Suisse Zool. Vol. 34.

1919. Hanson, F. B. The ontogeny and phylogeny of the sternum. Amer. Journ. Anat. Vol. 26.

1885. Haswell, H. W. Studies of the Elasmobranch Skeleton. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. Vol. 9.

1909. Hirzel, H. Zur Kenntnis der intrauterinen Entwicklung von Salamandra atra. Jena. Zeitschr. Med. Naturw. Bd. 45.

1873/78. Hoffmann, C. K. Amphibien aus Dr. H. G. Brooms „Klassen und Ordnungen des Tierreichs". Bd. 6. Leipzig und Heidelberg.

1891. Howes, G. B. The Morphology of the Sternum. Nature London. Vol. 43.

1873. Huxley, T. H. Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. Übersetzt von F. Ratzel. Breslau.

1908. Ishikawa, Ch. Über den Riesensalamander Japans. Tokio. Mitt. Deutsch. Ges. Natur- und Volksk. Ostasiens. Bd. 11. Tl. 2.

1888. Jordan, P. Die Entwicklung der vordern Extremitäten der anuren Batrachier. Inaug. Diss. Leipzig.

1923. Juhn, M. Die Entwicklung des Sternums bei Lacerta. Inaug. Diss. Stockholm. Acta Zool. Bd. 4.
1904. Kammerer, P. Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von Salamandra atra und maculosa Laur. Arch. Entwickl. Mech. Bd. 17.
1889. Lavocat, A. Côtes et Sternum des Vertébrés. Mém. Acad. Toulouse. (9.) Vol. 1.
1868. Leydig, O. Ueber die Molche (Salamandrina) der württembergischen Fauna. Berlin.
1897. Lignitz, W. Die Entwicklung des Schultergürtels beim Frosch. Inaug. Diss. Leipzig.
1900. v. Linden, M. Die ontogenetische Entwicklung der Zeichnung unserer einheimischen Molche. Biol. Centralbl. Bd. 20.
1891. Maurer, F. Der Aufbau und die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien und deren Beziehung zu den gleichen Muskeln der Selachier und Teleostier. Morphol. Jahrb. Bd. 18.
1824. Meckel, J. F. System der vergleichenden Anatomie. II. Teil. 1. und 2. Abtlg. Halle.
1820. Mertens, C. H. Anatomiæ batrachiorum prodromus. Diss. inaug. Halæ.
1849. v. Meyer, H. Ueber den Archegosaurus der Steinkohlenformation. Palæontographica. Bd. 1.
1858. — Labyrinthodonten aus dem bunten Sandstein von Bernburg. Idem. Bd. 6.
1860. — Salamandrinen aus der Braunkohle am Rhein und in Böhmen. Idem. Bd. 7.
1860. — Frösche aus Tertiärgebilden Deutschlands. Idem. Bd. 7.
1926. Meyer, Th. Schultergürteluntersuchung an experimentell auf den Kopf verpflanzten Gliedmassen bei Triton tæniatus. Zeitschr. wissensch. Biol. Abt. D. Archiv Entwicklungsmech. Bd. 108.
1900. Müller, M. Die Reduktion des Brustschultergürtels der Saurier bis zum völligen Verlust desselben. Inaug. Diss. Leipzig.
1928. Nieden, F. Amphibien: Anura I. Subordo: Aglossa und Phaneroglossa Sectio 1 Arcifera in: Das Tierreich v. F. E. Schultze und W. Kükenthal fortgesetzt v. K. Heider. 46. Lieferung. Berlin und Leipzig.
1877. Nykamp, A. Beiträge zur Kenntnis der Struktur des Knorpels. Arch. mikr. Anat. Bd. 14.
1890. Parker, T. J. On the origin of the sternum. Trans. Proc. New Zealand Inst. Vol. 23.
1890. — On the presence of the Sternum in Notidamus indicus. Nature. London. Vol. 43.
1868. Parker, W. K. A Monograph on the structure and development of the Shoulder-Girdle and Sternum in the Vertebrata. London.
1897. Perrin, M. A. Recherches relatives à l'homologie des Os de l'épaule des Batraciens et des Sauriens. C. R. Acad. Sc. T. 125.
1854. Pfeiffer, H. Zur vergleichenden Anatomie des Schultergürtels und der Schultermuskeln bei Säugetieren, Vögeln und Amphibien. Inaug. Diss. Giessen.
1848. Rathke, H. Ueber die Entwicklung der Schildkröten. Braunschweig.
1853. — Ueber den Bau und die Entwicklung des Brustbeins der Saurier. Ein Programm. Königsberg.
1862. — Vorträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig.
1926. Roggenbau, Ch. Zur Frage nach einem Episternalapparat nebst einer Bemerkung über die Cartilagines epicoracoideæ am Brustschultergürtel der anuren Amphibien nach Beobachtungen am braunen Grasfrosch (Rana fusca). Anat. Anz. Bd. 61.
1880. Ruge, G. Untersuchungen über Entwicklungsvorgänge am Brustbein und an der Sterno-Clavicularverbindung des Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. 6.

1877/78. Sabatier, A. Comparaison des ceintures thoracique et pelvienne dans la série des Vertébrés. Acad. Sc. Lettr. Monpellier. Mém. Sect. Sc. Vol. 9.
1897. Sabatier, M. H. Morphologie du Sternum et des Clavicules. C. R. Acad. Sc. T. 124.
1887. Sarasin, P. und F. Einige Punkte aus der Entwicklungsgeschichte v. Ichtyophis glutinosus. Zool. Anz. Bd. 10.
1890. — Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884/86. Bd. 2. Heft 4. Wiesbaden.
1900. Schauinsland, H. Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hatteria: Skelettsystem, schalleitender Apparat, Hirnnerven usw. Arch. mikr. Anat. Bd. 56.
1903. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. I. Sphenodon, Callorhynchus, Chamäleo. Zoologica. Bd. 16.
1910. Schimkewitsch, W. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Übersetzt v. H. N. Maier und B. W. Sukatschoff. Stuttgart.
1896. Schwalbe, G. Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Salamandra atra und maculosa Laur. Zeitschr. Biol. Bd. 16.
1856. Stannius, H. Zootomie der Amphibien in: Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. 2. Teil. 2. Auflage. V. v. Siebold und Stannius. Berlin. 1854.
1890. Steinmann, G., und Döderlein, L. Elemente der Palæontologie. Leipzig.
1878/79. Strasser, H. Zur Entwicklung des Knorpelskeletts bei Tritonen. Zool. Anz. Bd. 1.
1879. — Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Eine morphogenetische Studie. Morphol. Jahrb. Bd. 5.
1928. Swett, F. H. Studies on the shoulder-girdle of Amblystoma punctatum (Linn). I. Determination of its dorsoventral axis. Journ. exp. Zoöl. Vol. 51.
1922. de Villiers, C. G. S. Neue Beobachtungen über den Bau und die Entwicklung des Brustschulterapparates bei Anuren, insbesondere bei Bombinator pachypus. Inaug. Diss. Stockholm. Acta Zool. Bd. 3.
1901. Voeltzkow, A. Ontogenie der Bauchrippen in: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Heft 3. Frankfurt a. M. Abh. Senckenb. nat. Ges. Bd. 26.
1889. Wiedersheim, R. Ueber die Entwicklung des Schulter- und Beckengürtels. Anat. Anz. Bd. 4.
1890. — Weitere Mitteilungen über die Entwicklungsgeschichte des Schulter- und Beckengürtels. Idem. Bd. 5.
1890. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Proteus anguineus. Arch. mikr. Anat. Bd. 35.
1892. — Das Gliedmassenskelett der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena.
1898. — Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 4. Aufl. Jena.
1910. Wunderer, H. Die Entwicklung der äussern Körperform des Alpensalamanders (Salamandra atra Laur.). Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 29.
1887/90. Zittel, K. A. Handbuch der Palæontologie. I. Abt. Palæozoologie (Amphibia). Bd. 3.

CURRICULUM VITÆ.

Ich, Ernst Engler, wurde am 26. September 1900 in Grabs (Kt. St. Gallen) geboren und besuchte daselbst die Primar- und Sekundarschule. Im Frühjahr 1917 trat ich in das st. gallische Lehrerseminar ein und erwarb mir 1921 das Primarlehrerpatent. Im gleichen Jahr liess ich mich an der philosophischen Fakultät II der Universität Zürich immatrikulieren, wo ich meine Studien, mit Zoologie als Hauptfach, absolvierte und bis 1928 regulärer Studierender war. Im Sommersemester 1927 erwarb ich an der philosophischen Fakultät II der Universität Zürich das Diplom für das höhere Lehramt.